

TESIS DE MASTER

RESPUESTA DEL OLIVO A ESTRATEGIAS DE RIEGO QUE VARÍAN EL VOLUMEN DE SUELO HUMEDECIDO.

Director: Elías Fereres Castiel

Alumno: Juan Pablo Turchetti Iturrieta

Córdoba, julio de 2013

El Dr. Elias Fereres Castiel, catedrático del Departamento de Agronomía de la Universidad de Córdoba.

Informa:

Que el trabajo titulado **“RESPUESTA DEL OLIVO A ESTRATEGIAS DE RIEGO QUE VARÍAN EL VOLUMEN DE SUELO HUMEDECIDO”** ha sido realizado por Dn Juan Pablo Turchetti Iturrieta y reúne los requisitos necesarios para ser presentados como Tesis de Master.

Dr. Elias Fereres Castiel

Córdoba, julio de 2013

Agradecimientos:

A Ernestina, por estar siempre conmigo, por su enorme comprensión y cariño, su paciencia, los viajes y la espera...

A mis padres, Amalia y Marcos, por todo lo que hicieron y siguen haciendo por mi, por todo el afecto y el aliento que siempre medieron. A mis hermanos, por todo el cariño, ánimo y apoyo en la distancia

A Elías Fereres, por su gran enseñanza y por brindarme la maravillosa oportunidad de trabajar con él.

A Francisco "Paco" Orgaz Rosúa, por su importantísimo y constante aporte para desarrollar este trabajo

A Carmen Ruz Ortiz, por su gran amabilidad, atención, ayuda y colaboración. A Hava Rapoport, por los consejos y la ayuda brindada.

Al COI, por brindarme la gran oportunidad de continuar mi formación académica. A Carmen Vacas, por toda la ayuda y predisposición a lo largo del Máster.

A Rafaela "Kiki" Gutierrez y Manuela Medina por su valiosa ayuda y gran predisposición en todo momento. A Monica Espador y Margarita García Vila, por su amabilidad y ayuda. A Victoria Gonzalez, por sus valiosos aportes y predisposición a las consultas.

A Ignacio Calatraba, Rafael del Río, José Luis Vazquez y Rafael Luque por toda la ayuda brindada a lo largo del ensayo. A Manuel morales Priego, por su amabilidad y ayuda.

A Mariluz Guillén, Eva Hernández, Clemente Trujillo Toro y Jethro Blanco, por su amistad y colaboración.

A Eduardo Trentacoste y Antonio Weibel, por el aporte bibliográfico y enseñanza.

...y a los grandes amigos que participaron en este trabajo y a los que acompañaron a lo largo de estos dos años:

Sivan Ben Sasson, Sergio Lavado, Pablo Ortigueira, Sara Rollo, Hamza Belguerri, , Manuel Campos, Housseem Msallem y tantos más...

MUCHAS GRACIAS

RESUMEN

El riego parcial alterno de raíces (RPA) es una técnica de riego deficitario desarrollada en la década del noventa en vid. Sus ventajas se han postulado como ahorro de agua y control del crecimiento mientras que se mantienen altas tasas de conductancia estomática (g_s) y fotosíntesis (A). Un aspecto que no ha sido evaluado es el efecto de esta técnica sobre la conductancia hídrica del sistema suelo-planta (CH_{s-p}). Se presentan los resultados de un ensayo con árboles de *Olea europaea* L. cv. Arbequina de tres años con el sistema radical dividido en dos macetas para evaluar el efecto del RPA sobre la CH_{s-p} , g_s y A , contrastado con árboles bajo un Riego Parcial Fijo (RPF) y un Riego total (RT), todos ellos regados con la misma cantidad de agua. Los ensayos se realizaron en condiciones de alta y baja demanda evaporativa del ambiente (ETo). También se analizó la respuesta de la CH_{s-p} al cambio de volumen de suelo mojado en RPF y a la desecación del suelo. Los resultados obtenidos mostraron una caída significativa de la CH_{s-p} del 45% en RPA y del 49% en RPF respecto de RT bajo condiciones de alta demanda evaporativa, mientras que la disminución fue del 45% en RPA y del 39% en RPF respecto de RT en baja demanda evaporativa. No se observaron diferencias significativas entre RPA y RPF. Cuando se analizó la CH_{s-p} por unidad de longitud radicular (CH_{ulr}) presente en cada maceta, se obtuvieron los mayores valores de CH_{ulr} en el tratamiento RPF. No se observaron diferencias significativas de g_s y A en RPA respecto de RPF y RT. Por otro lado, no hubo una respuesta significativa de la CH_{s-p} al cambio del volumen bajo riego, lo que fue atribuido a las condiciones de alta humedad y baja ETo. Cuando se analizó la CH_{s-p} bajo un ciclo de desecación, se observó una caída significativa de la CH_{s-p} , g_s y A . La conclusión es que el RPA no mejora la CH_{s-p} en olivo.

ABSTRACT

The alternate partial root watering (RPA) is a deficit irrigation technique developed on vine in the nineties decade. Its advantages have been postulated as water saving and growth control while maintaining high rates of stomatal conductance (g_s) and photosynthesis (A). One aspect that has not been evaluated is the effect of this technique on water conductance of the soil-plant system (CH_{s-p}). We present the results of a trial of three years old *Olea europaea* L. trees cv. Arbequina with the radicle system divided into two pots to appraise the effect of RPA on the CH_{s-p} , g_s and A , contrasted with trees under a Fixed Partial Irrigation (RPF), and Total Irrigation (RT); all of them have been irrigated with the same amount of water. The tests were conducted under conditions of high and low ambient evaporative demand (ET_o). We also analyzed the response of CH_{s-p} to the volume change in wet soil in RPF and in drying soil process. The results showed a significant drop in CH_{s-p} 45% in RPA and 49% in RPF in respect of RT under high evaporative demand, while the decrease was 45% in RPA and 39% in RPF in respect of RT in low evaporative demand. No significant differences were observed between RPA and RPF. When analyzing the CH_{s-p} per unit root length (CH_{ulr}) present in each pot, the highest CH_{ulr} values were obtained in the treatment of RPF. No significant differences were observed in g_s and A in RPA respect of RPF and RT. On the other hand, there was no significant response CH_{s-p} to the volume change under irrigation, which was attributed to the conditions of high humidity and low ET_o. When analyzing the CH_{s-p} under a drying cycle, there was a significant drop in CH_{s-p} , g_s and A . The conclusion is that the RPA does not improve the CH_{s-p} in olive trees.

RESUMÉ

L'irrigation partielle alternative des racines (RPA) est une technique d'irrigation déficitaire développée dans les années quatre-vingts dix sur la vigne. Ses avantages ont été postulés comme l'économie d'eau et le contrôle de la croissance tout en maintenant des taux élevés de conductance stomatique (g_s) et la photosynthèse (A). Un aspect qui n'a pas été évalué, est l'effet de cette technique sur la conductance de l'eau du système sol-plante (CH_{s-p}). Ont été présentés les résultats d'un essai sur l'olivier *Olea europaea* L. cv. Arbequina de trois ans avec un système radical divisé en deux pots pour évaluer l'effet du RPA sur le CH_{s-p} , g_s et A , en contraste avec des arbres sous une irrigation partielle fixe (FPR) et une irrigation totale (RT), le tout arrosé avec la même quantité d'eau. Les essais ont été effectués dans des conditions de haute et basse demande climatique (ET_o). Nous avons également analysé la réponse de la CH_{s-p} à la variation de volume du sol humide en FPR et au dessèchement du sol. Les résultats ont montré une baisse significative du CH_{s-p} 45% en RPA et 49% en RPF par rapport RT en conditions de haute demande d'évaporation, tandis que la baisse était de 45% en RPA et 39% en FPR par rapport RT dans une faible demande d'évaporation. Aucune différence significative n'a été observée entre le RPA et le RPF. Lorsque on analyse le CH_{s-p} par unité de longueur des racines (CH_{ulr}) présente dans chaque pot, les valeurs les plus élevées de CH_{ulr} ont été obtenues dans le traitement RPF. Aucune différence significative de g_s et A n'a été observée en RPA en ce qui concerne RPF et l'RT. D'autre part, il n'y avait pas de réponse significative de la CH_{s-p} au changement du volume sous l'irrigation, ce qui a été attribuée aux conditions d'humidité élevée et faible ET_o. Lorsque l'on analyse le CH_{s-p} dans un cycle de séchage, il y a eu une baisse significative des CH_{s-p} , g_s et A . La conclusion est que le RPA n'améliore pas le CH_{s-p} en olive.

RESUMO

A rega parcial alterna de raízes (RPA) é uma técnica de rega deficitária desenvolvida na década de noventa em videira. As suas vantagens são a poupança de água e o controlo do crescimento enquanto se mantêm altas taxas de condutância estomática (g_s) y fotossíntese (A). Um aspeto que ainda não foi avaliado é o efeito desta técnica sobre a condutância hídrica do sistema solo-planta (CH_{s-p}). Apresentam-se os resultados dum ensaio com árvores *Olea europea* L. cv. Arbequina de três anos com o sistema radicular dividido em dois vasos para avaliar o efeito da RPA sobre a CH_{s-p} , g_s y A , comparando com árvores sujeitas a uma Rega Parcial Fixa (RPF) y uma Rega Total (RT), todas elas regadas com a mesma quantidade de água. Os ensaios realizaram-se em condições de altos e baixos requisitos evaporativos do ambiente (ETo). Também se analisou a resposta da CH_{s-p} à mudança de volume do solo molhado em RPF e à dessecação do solo. Os resultados obtidos mostram um decenso significativo da CH_{s-p} , da ordem de 45% em RPA y da ordem de 49% em RPF relativamente à RT sob condições de altos requerimentos evaporativos, enquanto a diminuição foi de 45% em RPA e de 39% em RPF relativamente a RT sob condições de baixos requerimentos evaporativos. Não se observaram diferenças significativas entre RPA e RPF. Quando se analisou a CH_{s-p} por unidade de longitude radicular (CH_{ulr}) presente em cada vaso, obtiveram-se os maiores valores de CH_{ulr} no tratamento RPF. Não se observaram diferenças significativas de g_s e A em RPA relativamente a RPF e RT. Por outro lado, não houve uma resposta significativa da CH_{s-p} à mudança de volume sob rega, o qual foi atribuído às condições de alta humidade e baixa ETo. Quando se analisou a CH_{s-p} sob um ciclo de dissecação, observou-se uma queda significativa da CH_{s-p} , g_s e A . A conclusão é que a RPA não melhora a CH_{s-p} da oliveira.

SINTESI

L'irrigazione parziale ed alternativa delle radici (RPA) è una tecnica che prevede l'irrigazione deficitaria e fu sviluppata negli anni '90 sulla vite. I vantaggi che sono stati riconosciuti a questa tecnica sono il risparmio di acqua ed il controllo della crescita in condizioni di elevata conduttività stomatica (g_s) e fotosintesi (A). Un aspetto che non è stato studiato è l'effetto di questa tecnica sulla conduttività idrica del sistema suolo-pianta (CH_{s-p}). In questo studio si presentano i risultati di un esperimento con piante di *Olea europaea* L. cv. Arbequina dell'età di tre anni. Per la realizzazione dell'esperimento è stato diviso il sistema radicale delle piante in due contenitori per studiare l'effetto dell'irrigazione parziale alternativa su CH_{s-p} , g_s e A , rispetto a piante con un'irrigazione parziale fissa (RPF) ed un'irrigazione completa (RT), in tutti i casi è stata utilizzata la stessa quantità d'acqua. Gli esperimenti furono realizzati in condizioni di alta e bassa domanda evapotraspirativa dell'ambiente (ET_o). Un altro dato analizzato fu la risposta del CH_{s-p} al cambio di volume del suolo bagnato in RPF e del suolo secco. I risultati ottenuti hanno dimostrato una caduta significativa del CH_{s-p} del 45% con l'RPA e del 49% con l'RPF rispetto all'RT in condizioni di bassa richiesta evapotraspirativa. Non si osservò differenza significativa tra RPA ed RPF. Quando si realizzò l'analisi di CH_{s-p} per unità di volume radicale (CH_{ulr}) presente in ogni contenitore, i risultati del CH_{ulr} presentarono valori più alti nell'esperimento del RPF. Non si osservarono differenze significative tra g_s e A nel RPA rispetto al RPF ed al RT. D'altra parte non si registrò una differenza significativa del CH_{s-p} al cambio di volume del suolo irrigato, dato che si può attribuire alle condizioni di elevata umidità e bassa ET_o. Dopo aver seccato il suolo si analizò la CH_{s-p} e si osservò una caduta significativa di CH_{s-p} , g_s e A . La conclusione è che l'RPA non migliora la CH_{s-p} del olivo.

INDICE

| | | |
|--------|---|----|
| 1 | INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS..... | 1 |
| 2 | REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA..... | 4 |
| 2.1 | El olivo..... | 4 |
| 2.1.1 | Superficie implantada y producción mundial..... | 4 |
| 2.1.2 | Respuesta al medio y características fisiológicas..... | 4 |
| 2.2 | El riego en el olivar..... | 6 |
| 2.3 | Riego parcial alternativo de raíces (RPA)..... | 8 |
| 2.3.1 | Absorción de agua por las raíces..... | 10 |
| 2.3.2 | Papel de la conductancia hídrica en la absorción de agua..... | 11 |
| 2.3.3 | Rol de la conductancia hídrica en el RPA..... | 12 |
| 2.3.4 | La conductancia hidráulica y las acuaporinas..... | 13 |
| 2.3.5 | Efectos del Riego Parcial Alternativo sobre la conductancia estomática (g_s)..... | 14 |
| 2.3.6 | Efecto del Riego Parcial sobre la Fotosíntesis (A)..... | 15 |
| 3 | MATERIALES Y METODOS..... | 17 |
| 3.1 | Material Vegetal..... | 17 |
| 3.2 | Descripción de los experimentos..... | 17 |
| 3.3 | Potencial hídrico..... | 19 |
| 3.4 | Transpiración..... | 20 |
| 3.5 | Conductancia hídrica (CH)..... | 21 |
| 3.6 | Conductancia hídrica media (CHm)..... | 21 |
| 3.7 | Relación entre el área foliar de los árboles y su CHm..... | 22 |
| 3.8 | Relación entre la longitud radicular bajo riego y su CHm..... | 22 |
| 3.9 | Conductancia hídrica normalizada por área foliar y conductividad hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego..... | 22 |
| 3.10 | Asimilación de carbono (A) y conductancia estomática (g_s)..... | 23 |
| 3.11 | Ciclos de medición..... | 23 |
| 3.11.1 | Ciclos caracterizados por la evapotranspiración de referencia (ET _o)..... | 23 |
| 3.11.2 | Ciclo: Cambio de régimen de riego..... | 25 |
| 3.11.3 | Ciclo: Desección..... | 25 |
| 3.12 | Análisis estadístico..... | 26 |
| 4 | RESULTADOS..... | 27 |
| 4.1 | Respuesta de la conductancia hídrica del olivo al régimen de riego bajo alta demanda evaporativa..... | 27 |
| 4.1.1 | Potencial hídrico..... | 27 |

| | | |
|-------|--|----|
| 4.1.2 | Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CHm) | 27 |
| 4.1.3 | Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol, el área foliar y la longitud del sistema radicular | 34 |
| 4.1.4 | Normalización de la conductancia hídrica en función del área foliar y conductividad hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego..... | 37 |
| 4.1.5 | Resumen de resultados..... | 40 |
| 4.2 | Respuesta de la conductancia hídrica al régimen de riego en baja demanda evaporativa | 41 |
| 4.2.1 | Potencial hídrico. | 41 |
| 4.2.2 | Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CHm) | 41 |
| 4.2.3 | Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol, el área foliar y la longitud del sistema radicular | 48 |
| 4.2.4 | Conductancia Hídrica (CH_{s-p}) y conductancia hídrica media (CHm) normalizada por área foliar y conductividad hídrica diaria y media por unidad de longitud radicular bajo riego..... | 49 |
| 4.2.5 | Efectos del régimen de riego en la Conductancia estomática (g_s) y Asimilación de carbono (A) | 52 |
| 4.2.6 | Resumen de resultados..... | 54 |
| 4.3 | Respuesta de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) al cambio de régimen de riego | 55 |
| 4.3.1 | Potencial hídrico | 55 |
| 4.3.2 | Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CHm) | 55 |
| 4.3.3 | Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol, el área foliar..... | 58 |
| 4.3.4 | Conductancia hídrica (CH_{s-p}) y conductancia hídrica media (CHm) normalizada por área foliar. | 58 |
| 4.3.5 | Conductancia estomática (g_s) y asimilación de carbono (A) | 59 |
| 4.3.6 | Resumen de resultados..... | 60 |
| 4.4 | Evolución de la conductancia hídrica del olivo en un ciclo de desecado | 61 |
| 4.4.1 | Evolución del potencial hídrico | 61 |
| 4.4.2 | Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CHm) | 61 |
| 4.4.3 | Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol, el área foliar | 63 |
| 4.4.4 | Conductancia hídrica (CH_{s-p}) y conductancia hídrica media (CHm) normalizada por área foliar. | 64 |
| 4.4.5 | Conductancia estomática (g_s) y asimilación de carbono (A) | 66 |
| 4.4.6 | Resumen de resultados..... | 69 |

| | | |
|-------|---|----|
| 5 | DISCUSIÓN..... | 71 |
| 5.1 | Evolución de potencial hídrico..... | 71 |
| 5.2 | Evolución de la conductancia hídrica diaria (CH_{s-p}) y la conductancia hidráulica media (CH_m)..... | 73 |
| 5.2.1 | Conductancia hídrica diaria (CH_{s-p}) | 73 |
| 5.2.2 | Efecto del régimen de riego sobre la conductancia hídrica media (CH_m) 75 | |
| 5.3 | Análisis individual de los parámetros T , $\Delta\psi$ y CH | 78 |
| 5.4 | Relación entre la longitud del sistema radicular bajo riego y la conductancia hídrica del árbol. Conductividad hidráulica por unidad de longitud radicular bajo riego. 78 | |
| 5.4.1 | Conductividad hídrica por unidad de longitud radicular | 79 |
| 5.5 | Relaciones entre el área foliar y la conductancia hídrica del árbol. Normalización de la conductancia hidráulica en función del área foliar. | 79 |
| 5.6 | Evolución de la conductancia estomática (g_s) y la asimilación (A). | 80 |
| 6 | CONCLUSIONES..... | 83 |
| 7 | BIBLIOGRAFÍA..... | 85 |

INDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Esquema de los tratamientos de riego aplicados..... | 18 |
| Figura 2. Curva diaria de potencial hídrico de hoja. | 21 |
| Figura 3 Esquema de los tratamientos de riego en el ciclo de desecación. | 26 |
| Figura 4. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ durante el ciclo de alta demanda evaporativa..... | 27 |
| Figura 5. Evolución de la Conductancia hidráulica del sistema suelo raíz (CH_{s-p}) durante el ciclo de alta demanda evaporativa. | 28 |
| Figura 6. Conductancia hidráulica media de cada tratamiento (CH_m) durante el ciclo de alta demanda evaporativa..... | 29 |
| Figura 7. Evolución de la CH_{s-p} por árbol.. | 31 |
| Figura 8. Evolución del $\Delta\psi_t$ por árbol durante el ciclo de alta demanda evaporativa..... | 32 |
| Figura 9. Evolución de la Transpiración (T) durante el ciclo de alta demanda evaporativa..... | 33 |
| Figura 10. A. Sistema radicular por maceta para cada árbol | 34 |
| Figura 11. A, Relación entre longitud total de raíces por árbol y CH_m durante el ciclo de alta demanda evaporativa | 36 |
| Figura 12. Relación entre el área foliar (m^2) de cada árbol y la CH_m del ciclo de alta demanda evaporativa. | 37 |
| Figura 13. A, progresión de la conductancia hidráulica normalizada por área foliar (CH_{af}) durante el ciclo de alta demanda evaporativa. B, Conductancia hídrica media normalizada por área foliar ($CH_{m_{af}}$) para el ciclo de alta demanda evaporativa..... | 38 |
| Figura 14. A, evolución de la conductancia hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr}) durante el ciclo de alta demanda evaporativa. B, Conductancia hídrica media por unidad de longitud radicular bajo riego ($CH_{m_{ulr}}$)..... | 39 |
| Figura 15. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ durante el ciclo de baja demanda evaporativa..... | 41 |
| Figura 16. Evol. de la Conductancia hídrica (CH_{s-p}) en ciclo de baja demanda evaporativa..... | 42 |
| Figura 17. Conductancia hídrica media (CH_m) para el ciclo de baja demanda evaporativa... .. | 42 |
| Figura 18. Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) durante el ciclo de baja demanda evaporativa..... | 45 |

| | |
|--|----|
| Figura 19. Evolución diaria del gradiente de potencial hídrico de tronco ($\Delta\psi_t$) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. | 46 |
| Figura 20. Evolución diaria de la transpiración (T) durante el ciclo de baja demanda evaporativa..... | 47 |
| Figura 21. A , Relación entre longitud total de raíces por árbol y CHm durante el ciclo de baja demanda evaporativa. B , Relación entre la longitud de raíces bajo riego y la CHm de cada árbol durante el ciclo de baja demanda evaporativa. . | 48 |
| Figura 22. Relación entre el área foliar (m^2) de cada árbol y la CHm del ciclo de baja demanda ($r^2 = 0,49$). Los cuadros corresponden a RT, los rombos a RPA y los triángulos a RPF. | 49 |
| Figura 23. A , evolución diaria de la conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. B , Conductancia hídrica media (CHm_{af}) para el ciclo de baja demanda evaporativa.. | 50 |
| Figura 24. A , evolución diaria de la CH_{s-p} por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr}) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. B , Conductancia hídrica media por unidad de longitud radicular bajo riego (CHm_{ulr}) para el ciclo de baja demanda evaporativa. | 51 |
| Figura 25. Conductancia estomática (gs) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. Las mediciones se realizaron con SC-1 Leaf porometer. | 53 |
| Figura 26. A , evolución de la asimilación de carbono (A) en el ciclo de baja demanda evaporativa. B , conductancia estomática (gs). Mediciones realizadas con LCpro-SD..... | 54 |
| Figura 27. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ durante el ciclo de cambio de régimen de riego.. | 55 |
| Figura 28. A , evolución de la CH_{s-p} en ciclo de cambio de régimen de riego. B , Conductancia hídrica media (CHm) para el ciclo de cambio de régimen de riego.. | 56 |
| Figura 29. Evolución diaria de la CH_{s-p} durante el ciclo de cambio de régimen de riego.. | 57 |
| Figura 30. Correlación entre el área foliar (m^2) y la CHm en ciclo de cambio de régimen de riego. | 58 |
| Figura 31. A , Conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) para el ciclo de cambio de régimen de riego. B , Conductancia hídrica media (CHm_{af}) para el ciclo de cambio de régimen de riego..... | 59 |
| Figura 32. Evolución de la conductancia estomática (gs) en el ciclo de cambio de régimen de riego. Mediciones realizadas con SC-1 Leaf porometer. | 60 |
| Figura 33. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ durante el ciclo de desecado.. | 61 |

| | |
|---|----|
| Figura 34. A , evolución de la CH_{s-p} durante el ciclo de desecado. B , Conductancia hídrica media (CH_m).. | 62 |
| Figura 35. Relación entre el área foliar (m^2) de cada árbol y la CH_m del ciclo de desecado..... | 64 |
| Figura 36. A , evolución de la conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) en el ciclo de desecado. B , conductancia hídrica media (CH_{m-s-r}) normalizada por área foliar..... | 65 |
| Figura 37. Evolución de la conductancia estomática (g_s) en el ciclo de desecado..... | 66 |
| Figura 38. A , evolución de la asimilación de carbono (A) en el ciclo de desecado. B conductancia estomática (g_s) en el ciclo de desecado..... | 68 |

INDICE DE TABLAS

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Valores de evapotranspiración de referencia (ET _o) acumulada por ciclo, evapotranspiración de referencia media por ciclo (ET _o media), lámina de riego aplicada por día y por árbol y temperatura media por ciclo..... | 24 |
| Tabla 2. Media de la Conductancia hídrica (CH _{s-p}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de alta demanda evaporativa.. | 29 |
| Tabla 3. Longitud radicular total, longitud radicular bajo riego y área foliar por árbol. | 35 |
| Tabla 4. Media de la conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH _{af}) y conductancia hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego (CH _{ulr}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de alta demanda evaporativa..... | 40 |
| Tabla 5. Media de la Conductancia hídrica (CH _{s-p}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de baja demanda evaporativa.. | 43 |
| Tabla 6. Conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH _{af}) y por unidad de longitud radicular bajo riego (CH _{ulr}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de baja demanda evaporativa.. | 52 |
| Tabla 7. Valores de CH _{s-p} obtenidos durante el ciclo de desecación..... | 63 |
| Tabla 8. Valores de conductancia hídrica (CH _{af}) durante el ciclo de desecación. | 65 |
| Tabla 9. Tabla 9. Valores de conductancia estomática (g _s) durante el ciclo de desecación. Mediciones realizadas con SC-1 Leaf porometer | 67 |
| Tabla 10. Asimilación de carbono (A) y conductancia estomática (g _s) medida con LCpro-SD . durante el ciclo de desecación..... | 69 |

INDICE DE FOTOGRAFÍAS

| | |
|--------------------|----|
| Fotografía 1 | 17 |
| Fotografía 2 | 19 |
| Fotografía 3 | 20 |
| Fotografía 4 | 22 |
| Fotografía 5 | 23 |

1 INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

El olivo (*Olea europaea* L.) es un cultivo característico de la región mediterránea donde se encuentran aproximadamente el 98% de los árboles implantados (Civantos 2008). Distintos factores, entre ellos la subida de la demanda y los precios del aceite, las sequías en zonas productoras y la difusión de técnicas de riego localizado, han despertado gran interés por el riego del olivar (Orgaz y Fereres, 2008) y están haciendo que los olivares tradicionales de secano cedan ante el avance de las nuevas plantaciones en riego (Rallo *et al.*, 2010). Actualmente se estima que el 22% de la superficie mundial implantada con olivo, unas 2,3 millones de ha, se encuentran bajo riego (www.internationaloliveoli.org). Por otro lado, la evidencia disponible indica que durante la primera mitad del siglo XXI se intensificará la escasez de agua a nivel mundial, siendo las regiones áridas y semi-áridas particularmente susceptibles (Vaux 2011).

Ante esta situación se han desarrollado técnicas de riego que procuran mejorar la eficiencia del uso del agua mediante la reducción de las aportaciones de riego. Una de las nuevas técnicas propuestas es el Riego Parcial Alternativo de raíces (RPA), que consiste en alternar periódicamente el riego de las dos calles de una fila de árboles (Dry *et al.*, 1996). El RPA requiere que aproximadamente la mitad del sistema radicular se deseque mientras que la otra mitad está bajo riego, alternando la zona húmeda y seca cada determinado periodo de tiempo (Stoll *et al.*, 2000). Cuando el suelo se seca, las raíces pueden transferir ABA a la parte aérea, lo que induce una reducción de la conductancia estomática que puede conducir a una disminución de la transpiración y el crecimiento de brotes (Zhang y Davies, 1990; Dry y Loveys, 1998, Davies *et al.*, 2002; Morison *et al.*, 2008) lo que constituye la base fisiológica de la técnica de RPA. Al restringir la aplicación de agua a una mitad del área, se suele inducir un estrés hídrico en relación a un riego completo, ya que en la mayoría de los casos, se utiliza una cantidad de agua menor en RPA respecto del control, y se da el caso que la gran mayoría de los experimentos confunden el efecto de la alternancia del riego con el efecto de aplicar una lámina de riego inferior a las necesidades máximas de un cultivo (Sadras, 2008).

Un factor importante en determinar la respuesta del árbol al RPA es la conductancia hídrica del sistema suelo-planta (CH_{s-p}). En relación a este parámetro, Hu y col. (2011) realizaron un ensayo con plántulas de maíz donde midieron la CH para intentar explicar el movimiento de agua en RPA comparado con un riego fijo de la mitad del volumen radicular (RPF) y un control regado de forma convencional y reportaron que se produce un aumento de la CH en la mitad bajo riego en RPA y en RPF respecto de una mitad bajo riego convencional y lo asociaron con un incremento de la absorción de agua. Si estos y otros resultados similares de la literatura fuesen ciertos, cabría suponer que el RPA aumenta la CH_{s-p} de la zona humedecida del sistema radicular del olivo y eso tendría ventajas fisiológicas, mejorando el estado hídrico de la parte aérea, lo que podría incrementar temporalmente el crecimiento, el intercambio gaseoso y la fotosíntesis en relación a un riego convencional.

Partiendo de la hipótesis que el RPA aumentaría la CH_{s-p} del olivo y podría utilizarse como herramienta para mejorar el estado hídrico respecto al riego convencional en momentos clave, como el comienzo de la acumulación de aceite, los objetivos del presente trabajo fueron:

1. Determinar el efecto del RPA sobre la CH_{s-p} en relación a controles que reciben la misma cantidad de agua, comparándolo no solo con un riego total de las dos partes (RT), sino también con un riego fijo de la mitad del volumen de la zona radicular (RPF).
2. Determinar el efecto de cambiar el volumen de suelo bajo riego sobre la CH_{s-p} en olivo.
3. Determinar los efectos del RPA sobre la conductancia estomática (g_s) y la fotosíntesis (A).
4. Estudiar el efecto de un ciclo de desecación del suelo sobre la CH_{s-p} , g_s y A .

Los experimentos se realizaron con árboles de olivo de más de tres años de edad en grandes macetones donde previamente (dos años antes) se había separado el sistema radicular en dos partes en la base del tronco, ubicando cada parte en una maceta (fotografía 1).

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 El olivo

El olivo (*Olea europaea* L.) es un árbol de cuyos frutos frescos, de buena calidad y cosechados oportunamente, se puede extraer, mediante adecuados sistemas mecánicos, aceite de oliva “virgen extra”, el cual constituye un alimento de gran calidad nutricional que aporta importantes beneficios para la salud humana, reconocidos ya por *Maimónides* en la Córdoba medieval del siglo XII.

2.1.1 *Superficie implantada y producción mundial*

Actualmente se estima en 10,5 millones de ha la superficie mundial implantada con olivos. Según datos del COI, la producción media de aceite a nivel mundial de las temporadas 1990/91 a 2010/11 fue de 2,45 millones de Tm, destacándose la producción de la temporada 2003/04 con 3,17 millones de Tm. Para el mismo periodo de tiempo la producción media de aceitunas de mesa se calculó en 1,5 millones de Tm, donde en la temporada 2010/11 se registraron 2,56 millones de Tm. El consumo del aceite está muy asociado a la producción, siendo que la media mundial para el periodo antes considerado es exactamente igual a la media de la producción, 2,45 millones de Tm (www.internationaloliveoil.org).

2.1.2 *Respuesta al medio y características fisiológicas*

El comienzo del cultivo del olivo parece asociado al descubrimiento de la propagación vegetativa a través de grandes estacas, retoños y zuecas en Oriente Medio, hace aproximadamente 5.500 años. Desde entonces el cultivo se extiende por ambas orillas del Mediterráneo (Rallo *et al.*, 2010) bajo un clima que se caracteriza por presentar dos estaciones bien marcadas, una fría y húmeda, en la que la especie logra el receso o dormancia invernal, y la otra calurosa y seca, que es cuando sucede la fructificación (Tapia *et al.*, 2003). El olivo se ha convertido en un cultivo característico de la región mediterránea (Civantos 2008) donde se encuentra la mayor superficie implantada y cumpliendo, al día de hoy, una función tanto ecológica como social. Con el descubrimiento de América, el olivo pasa al Nuevo Mundo y en la actualidad se cultiva también en Sudáfrica, China, India, Japón y Australia. El hábitat del olivo

se concentra entre las latitudes 30° y 45°, tanto en el hemisferio norte como al sur (Civantos, 2008). En el hemisferio sur se encuentra también en latitudes más tropicales (Perú; 14°05' S) (Ayerza y Sibbett, 2001).

El olivo (*Olea europaea* L.) es una especie perenne, de gran longevidad, probablemente la más resistente al frío de los frutales de origen subtropical (Denney y McEachern, 1985). Respecto a suelo, el olivo puede desarrollarse en suelos marginales, de baja aptitud agrícola, aunque su productividad se ve disminuida. Los suelos de textura franco a franco arenosa y con un contenido de materia orgánica superior al 2%, son los que permiten expresar la mayor potencialidad productiva de la especie. *Olea europaea* L. es muy sensible a la asfixia radicular, por lo que prefiere suelos profundos y bien drenados, sin capas compactas o presencia cercana de freática (Tapia *et al.*, 2003). Se adapta a suelos que van de moderadamente ácidos a moderadamente alcalinos (pH entre 5,5 y 8,5). El olivo es moderadamente tolerante a la salinidad (FAO, 1985; Rugini y Fedeli, 1990) y es una especie reconocida por su resistencia a la sequía. Moriana y col. (2003) reportaron valores de potencial hídrico de tallo al medio día cercanos a -8 MPa en plantas sometidas a déficit hídrico. Como referencia comparativa, los almendros se defoliar a potenciales entre -4 y -5 MPa (Castel y Fereres, 1982). La capacidad de absorción de agua de la raíces, así como el mantenimiento de la turgencia se han sugerido como probables explicaciones de esta adaptación especial del olivo (Fernández *et al.*, 1991; Dichio *et al.*, 1997). Xiloyannis y col. (1999) reportaron que el olivo tiene tres estrategias diferentes para hacer frente al estrés hídrico, (1) a través de la disminución del contenido hídrico y el potencial hídrico de los tejidos, la planta es capaz de establecer un elevado gradiente de potencial entre hojas y raíces, y por lo tanto absorber agua a potenciales hídricos de suelo muy por debajo del punto de marchitez (-1.5 MPa), ya que puede disminuir su potencial hídrico foliar a -8.0 MPa (Connor y Fereres, 2005); (2) bajo condiciones de estrés hídrico, el árbol detiene el crecimiento de brotes pero no tanto su actividad fotosintética, lo que permite la continuidad de la producción de foto-asimilados y su acumulación en varias partes de la planta, particularmente en el sistema radicular, creando una elevada relación raíz-hoja; (3) sus hojas tienen gran capacidad de ajuste osmótico (Berg y Fereres, 1984, comunicación personal),

el cual desempeña un importante rol en el mantenimiento de la turgencia celular y la actividad metabólica foliar.

En el olivo, si bien la sensibilidad al frío depende del cultivar, en general, temperaturas inferiores a -7°C pueden generar daños que afectan la productividad de los árboles, mientras que a temperaturas por debajo de -12°C los daños pueden ser lo suficientemente severos como para comprometer la supervivencia de la planta (Barranco *et al.*, 2005). Por otro lado, las altas temperaturas durante la época de floración producen efectos adversos en el desarrollo de flores, la polinización y el cuajado de frutos (Lavee, 1996a; Tous-Marti y Ferguson, 1996).

2.2 El riego en el olivar

El olivo (*Olea europaea* L.) es considerado una de las especies mejor adaptadas al ambiente mediterráneo semiárido (Gimenez *et al.*, 1997) logrando producciones aceptables y siendo capaz de sobrevivir a períodos de intensa sequía (Orgaz y Fereres, 2008). En los últimos años, una serie de factores, entre ellos la subida considerable de los precios del aceite, la intensa sequia en zonas productoras y la difusión de técnicas de riego localizado, han despertado gran interés por el riego del olivar (Orgaz y Fereres, 2008). Esto ha llevado a un incremento notable de la superficie de olivar bajo riego desde los años 90 (Morales-Sillero *et al.*, 2013) siendo que de las 10,5 Mha implantadas de olivo a nivel mundial, el 22%, unas 2,3 Mha se encuentran bajo riego (www.internationaloliveoli.org). A pesar del carácter rústico de esta especie, el olivo ha mostrado una respuesta muy favorable ante la mejora de la condiciones de cultivo, incluida la aportación de pequeñas cantidades de agua de riego (Solé-Riera *et al.*, 1990). La producción se incrementa en gran medida con el riego, especialmente en zonas y años de bajas precipitaciones (Orgaz y Fereres, 2008).

El agua ha sido siempre el principal factor que limita la producción de los cultivos en aquellas zonas donde la lluvia no es suficiente (Hsiao *et al.*, 2009). A nivel mundial, el 84% del uso no consuntivo del agua correspondía a la agricultura en 1995 (Jury y Vaux, 2007). En la mayoría de los países que tienen una agricultura extensiva de regadío, como los países de la cuenca

mediterránea, los recursos hídricos para la agricultura se encuentran actualmente muy explotados (García-Vila *et al.*, 2012) mientras que en las zonas áridas y semi-áridas, donde los cultivos dependen totalmente del riego (Naor, 2006) los agricultores se enfrentan con la incertidumbre de la disponibilidad de agua para sus cultivos debido a las frecuentes sequías que afectan gravemente los recursos hídricos y amenazan su sostenibilidad (Fereres y Connor, 2004). La productividad agrícola actual se encuentra limitada por la disponibilidad de agua, más que nunca antes, y a futuro, se enfrenta a una limitación cada vez más grave en muchas zonas del mundo (Fereres, 2004). Para lograr un desarrollo sostenible del olivar bajo riego, es imprescindible que el agua se utilice de forma prudente, evitando pérdidas innecesarias mediante la programación del riego en base a las necesidades reales de la planta para alcanzar un uso óptimo del recurso (Fernández *et al.*, 2001). Las restricciones en el suministro de agua mencionadas anteriormente, han dado lugar a diversas técnicas de riego deficitario (Fereres y Soriano, 2007), donde el déficit hídrico se impone de forma continua durante toda la temporada o durante el desarrollo de etapas específicas (Iniesta *et al.*, 2009; Moriana *et al.*, 2003). Durante la década de 1980 se desarrolló una técnica de riego que consiste en la aplicación de déficit hídrico, denominado riego deficitario controlado (RDC) (Behboudian y Mills, 1997). Esta técnica se basa en aplicar a los cultivos una lámina de riego inferior a sus necesidades máximas, por lo que se produce un déficit hídrico en el sistema, el cual a su vez es controlado, ya que se aplica sólo en determinadas fases fenológicas del cultivo, consideradas como las menos sensibles al déficit hídrico. Para aplicar esta técnica, es muy importante el conocimiento de dichas fases y en el caso del olivo hay que considerar que el desarrollo de su fruto es un proceso que dura aproximadamente 200 días y atraviesa distintas etapas denominadas fases. La Fase I comienza luego de la fecundación y es donde se produce un crecimiento debido a la división y expansión celular de la mayor parte de los tejidos presentes en el fruto. El proceso continua posteriormente con la esclerificación o endurecimiento del endocarpo (hueso). Durante esta fase el crecimiento se hace más lento, el embrión y el endocarpo alcanzan su tamaño final. Un estrés hídrico durante esta fase da lugar a un endocarpo de menor tamaño, aunque se ha observado que no afecta al número de células. El

crecimiento continúa durante la fase III que es donde se produce la expansión de las células del mesocarpo y comienza la síntesis y acumulación de aceite, observándose un aumento de tamaño considerable (Beltrán *et al.*, 2008). Por lo tanto, si el déficit hídrico ocurre en la Fase I de crecimiento, se afectaría el número de células, provocando un fruto de menor tamaño y una disminución de la producción (Fereres y Golhamer, 1990). Si es aplicado durante la Fase II, la producción parece no ser afectada por el estrés en muchas especies frutales (Chalmers *et al.*, 1981; Mitchell *et al.*, 1989; Li *et al.*, 1989; Gonzalez-Altozano y Castel, 1999). El efecto es marcadamente negativo si el déficit se produce en la Fase III, dado que como se mencionó anteriormente, durante esta etapa se produce la síntesis y acumulación de aceite con un saldo negativo en la cosecha, al igual que ocurre en otras especies donde el tamaño del fruto es clave en el valor de la producción comercial (Li *et al.*, 1989; Caspari *et al.*, 1994; Ginestar y Castel, 1996; Gonzalez-Altozano y Castel, 1999). A nivel fisiológico, se ha reportado también que la técnica del RDC podría repercutir negativamente en la apertura estomática y la inducción floral (Fereres y Golhamer, 1990). El RDC ha sido ensayado en olivo con resultados no muy concluyentes respecto a otras técnicas de riego deficitario (Moriani *et al.*, 2003; Iniesta *et al.*, 2009).

2.3 Riego parcial alterno de raíces (RPA)

El riego parcial alterno de raíces (RPA), es una estrategia de riego deficitario desarrollada originalmente en la vid para producción de vino (*Vitis vinífera* L.) en Australia (Dry *et al.*, 1996, 2000a, b, 2001; Loveys *et al.*, 1997, 1998; Dry y Loveys 1998). Esta técnica requiere que aproximadamente la mitad del sistema radicular se mantenga en un estado de desecación mientras que la otra mitad está bajo riego, alternando la zona húmeda y seca cada determinado periodo de tiempo (Kang *et al.*, 1997, Stoll *et al.*, 2000). La frecuencia de la alternancia es determinada en función de aspectos agronómicos como las condiciones edáficas, las precipitaciones, el régimen de temperaturas y la demanda evaporativa del ambiente (Davies *et al.*, 2000; Stoll *et al.*, 2000; De Souza *et al.*, 2003; Dos Santos *et al.*, 2003; Whabbi *et al.*, 2005). En la mayoría de los trabajos publicados, la alternancia se produce con una frecuencia de entre 10 y 15 días. Se ha propuesto el RPA como estrategia de riego deficitario

(RD) en cultivos en los que otras estrategias tales como el riego deficitario controlado (RDC) conducen a resultados negativos (Leib *et al.*, 2006). El riego parcial ha sido evaluado en varios cultivos, entre ellos, manzana (Gowing *et al.*, 1990), vid (Loveys *et al.*, 1991; 1997, 1998; Dry *et al.*, 1996, 2000a, b, 2001; Dry y Loveys 1998), cítricos (Hutton, 2000), almendra (Heilmeier *et al.*, 1990) pera (Kang *et al.*, 2002, 2003; Yang *et al.*, 2013), e incluso en maíz (Hu *et al.*, 2011). Esta técnica busca promover señales químicas producidas por las raíces que se encuentran en suelo seco o en desecación (Davies *et al.*, 2000; Hu *et al.*, 2011). Las raíces bajo condiciones de sequía pueden transferir señales químicas (p.ej. ácido absísico, ABA) y señales hidráulicas, (p.ej. disminución de la conductancia hidráulica), a la parte aérea a través del xilema (Tardieu y Davies, 1993; Ángeles *et al.*, 2011). El ABA induce una reducción de la conductancia estomática, lo que puede conducir a una disminución de la transpiración y el crecimiento de brotes (Zhang y Davies, 1990; Dry y Loveys, 1998, Davies *et al.*, 2002; Morison *et al.*, 2008).

Se ha reportado que en comparación con el riego convencional, el RPA reduce significativamente la transpiración mientras que mantiene altos niveles de fotosíntesis (Kirda *et al.*, 2004; Zegbe, *et al.*, 2004), lo que conlleva a una mejora de la eficiencia del uso del agua (EUA), el rendimiento y la calidad de los frutos (Loveys *et al.*, 2000; Kang *et al.*, 2002; Kirda *et al.*, 2004). En vid, se ha evaluado el RPA en condiciones de campo (Loveys, 1991) con resultados muy positivos, ya que se ha observado una reducción en el vigor de las plantas y un aumento de la calidad de la fruta sin afectar el rendimiento. En efecto, el crecimiento vegetativo excesivo es un problema importante en muchos frutales y en la vid para vino, ya que el uso de asimilados en el crecimiento de las hojas restringe el desarrollo de la fruta (Dry *et al.*, 2000). Estudios de campo han demostrado también que alternar zonas húmedas y secas del sistema radicular es indispensable para desencadenar de forma continua la señal de raíces a brotes, ya que el sistema radicular no sería capaz de mantener la producción de ABA durante largos períodos de tiempo (Loveys *et al.*, 2000).

Los resultados obtenidos en distintos ensayos de RPA describen una respuesta muy favorable de los cultivos a la aplicación de esta técnica de riego. Sin embargo, algunos investigadores cuestionan los resultados obtenidos ya

que muchas veces los estudios no comparan el RPA con otras técnicas de riego deficitario o incluso contrastan los resultados con un control al que se riega con una cantidad de agua mucho mayor. Esto puede llevar a una interpretación errónea de los resultados obtenidos, ya que no se puede discernir entre el efecto de la alternancia de riego que impone el RPA con el efecto de aplicar láminas de riego diferentes. Por este motivo, Sadras (2008) realizó un estudio comparativo (meta-análisis) de un importante número de trabajos científicos sobre RPA y riego deficitario (RD), contrastando la técnica de riego aplicada y las cantidades de agua utilizadas. Una de las variables analizadas por este autor fue la productividad del agua de riego (PAR), definida como kg de cosecha obtenidos por mm de riego aplicado. Los resultados muestran un aumento de la productividad del agua de riego de alrededor del 80% bajo RPA y RD frente a controles que recibieron sustancialmente más agua, aduciendo, por lo tanto, que esta respuesta se logró debido a la menor cantidad de agua aplicada y no a la técnica en sí. Ahora bien, cuando analizó esta variable contrastando RPA y RD bajo la misma cantidad de riego, observó un pequeño incremento en la productividad del agua que fue significativa y superior en un 5% a favor del RPA, aunque cuando se refirió solamente a la vid, cultivo del que se tiene mucha información, no encontró diferencias significativas. Otra de las variables analizadas por este autor fueron la conductancia estomática (g_s) y el potencial hídrico. Cuando contrastó RPA y controles regados con similares láminas de agua, no hubo diferencias significativas en el potencial hídrico, mientras que observó que la g_s fue significativamente menor en RPA, pero solo un 5% en valores absolutos. Sadras (2008) concluye que, dadas las escasas diferencias entre RPA y RD, y considerando la complejidad y mayores costos que implica poner en práctica la técnica del RPA, es fundamental identificar aquellas condiciones de cultivo bajo las cuales se justifiquen implementar la técnica de riego parcial frente a un riego deficitario convencional.

2.3.1 ***Absorción de agua por las raíces***

De acuerdo con Kramer y Boyer (1995), los factores que afectan la absorción de agua a través de las raíces se pueden clasificar en dos grupos, (1) aquellos que afectan la fuerza motriz o gradiente de potencial hídrico suelo-

raíz; y (2) aquellos que afectan la resistencia al movimiento del agua a través del suelo y raíces. Las bajas temperaturas, p.ej., pueden afectar la absorción de agua de ambas formas. En relación al primer grupo, Nnyamah *et al.*, (1978) (citado por Boyer y Kramer, 1995) reportó que la tasa de absorción de agua por árboles se relacionó linealmente con la diferencia de potencial hídrico de suelo y raíz ($\Delta\psi$) y que esta diferencia se mantuvo constante en suelo seco. Por lo expuesto, cabría esperar que a medida que desciende el contenido de agua del suelo, la diferencia de ψ requerida para mover agua a través del suelo sea mayor, pero quizás la resistencia de ese suelo sea baja (Kramer y Boyer, 1995).

Podemos afirmar entonces que la absorción de agua en las plantas bajo condiciones de humedad y temperatura, está controlada principalmente por (1) la tasa de transpiración y (2) la capacidad del sistema radicular, la cual depende de su extensión y de su permeabilidad o conductancia hídrica.

Bajo condiciones de sequía, a medida que el suelo se seca, disminuye su potencial hídrico con lo que la fuerza motriz de suelo a raíz se reduce y la conductividad hidráulica del suelo cae debido a que los macro-poros se vacían primero. Al secarse el suelo, se produce, además de una disminución drástica de la conductividad hidráulica del suelo, una contracción de las raíces lo que hace que el contacto suelo-raíz se reduzca, incrementándose la resistencia entre el suelo y la raíz (Kramer y Boyer, 1995). A su vez, se agrava la cavitación o embolismo del xilema (Sperry, 2000) y aumenta la suberización (North y Nobel, 1991).

2.3.2 ***Papel de la conductancia hídrica en la absorción de agua.***

En el sistema suelo-planta-atmósfera, el flujo de agua se ha descrito de forma clásica a través de un sistema de resistencias hidráulicas dispuestas en serie (Kramer y Boyer, 1995). Sin embargo, las plantas pueden variar esta resistencia (o la inversa, su conductancia) para mantener el balance hídrico de los brotes (Steudle, 2000). Varios autores coinciden que en condiciones de suelo húmedo, la resistencia del sistema radicular es la primera limitación para la absorción de agua de las plantas (Nobel y Cui, 1992; Sperry *et al.*, 1998).

Kramer y Boyer observaron en ensayos realizados en suelos con distintos contenidos de humedad y una densidad radicular media, que la resistencia que ofrecen las raíces al movimiento del agua, excede a la resistencia del suelo. Cuando el agua se encuentra en la fase gaseosa, la mayor resistencia es la apertura estomática (Steudle, 2000), mientras que en la fase líquida, el sistema radicular constituye una resistencia altamente importante y significativa al flujo global de agua en la planta (Steudle, 2000; Nardini *et al.*, 2000, Basile *et al.*, 2003). Rieger (1989) reportó en un ensayo realizado en melocotón, que entre el 73 y el 90% de la resistencia total del árbol en fase líquida podría producirse en las raíces. Por otro lado, Nardini y col. (2006) reportaron que el sistema radicular representa entre el 60 y 70% de la conductancia hidráulica (CH) de árboles de olivo durante primavera y verano. En olivos jóvenes, la resistencia de la raíz también representa el principal impedimento en la absorción de agua, lo que sugiere el importante rol de la conductancia hidráulica de las raíces en el control del crecimiento vegetativo (Nardini *et al.*, 2006). De acuerdo con distintos autores (Nardini y Salleo 2000), las hojas representan una fracción menor en la resistencia del olivo, siendo que se ha reportado que representan menos del 10% de la resistencia total de la planta en mediciones realizadas en julio.

2.3.3 **Rol de la conductancia hídrica en el RPA**

La CH es el parámetro clave que determina la tasa a la que el sistema suelo-tronco abastece al área foliar que está transpirando (Kramer y Boyer, 1995). Por este motivo, varios autores han evaluado los efectos del RPA sobre la conductancia hídrica en algunas especies (Hu *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2013). En un ensayo con plántulas de maíz con raíces divididas, Hu y col. (2011) reportaron que, si bien, la CH total del sistema fue mayor siempre en aquellas plantas que se regaron de forma convencional, se observó un aumento significativo entre un 68,7 y un 92% de la CH en la mitad bajo riego de los tratamientos de RPA y Riego Parcial Fijo (RPF) respecto de una mitad bajo riego convencional, por lo que reportaron que en plantas bajo RPA y RPF se produce una mayor absorción de agua en la zona bajo riego en compensación con la menor superficie humedecida. Si bien observaron que este efecto se producía tanto en RPA como RPF, hacia el final del ensayo observaron

diferencias significativas entre estos dos tratamientos, por lo que los autores concluyeron que RPA produciría un mejor aprovechamiento de todo el sistema radicular al alternar la zona bajo riego que hace que aumente la eficiencia de uso del agua (EUA). En un ensayo de características similares, Yang *et al.*, (2013), reportaron que cuando se redujo la lámina de riego en un 25-33% respecto del control, se produce un aumento de la CH en la fracción bajo riego de perales jóvenes sometidos a RPA, lo que indicaría una mayor absorción de agua. Sin embargo, dicho efecto no se produjo cuando la lámina de riego se redujo un 50% respecto del control. Yang y col. (2013) no encontraron una mejora en la CH de los árboles bajo RPF, lo que fue atribuido a un efecto negativo sobre el crecimiento de la parte aérea. Aunque los resultados reportados no parecen concluyentes, ambos investigadores coinciden en proponer que bajo RPA se produce un incremento de la CH en la zona bajo riego que se traduce en una mayor absorción de agua y nutrientes, a la vez que se induce una reducción de la evaporación en las zonas no humedecidas (menor E que en riego total) lo que conlleva a una mejora de la eficiencia del uso del agua (EUA).

2.3.4 ***La conductancia hidráulica y las acuaporinas.***

Las Acuaporinas son proteínas que se localizan en las membranas plasmáticas e intercelulares formando canales que facilitan el transporte de agua, contribuyendo al flujo de agua a través de células y tejidos vegetales (Martínez-Ballesta *et al.*, 2011). La expresión de un gran número de acuaporinas ocurre principalmente en las raíces y se ha demostrado que su actividad está vinculada a la regulación del sistema hidráulico de varias especies bajo estrés abiótico (Martínez-Ballesta *et al.*, 2011). Los cambios dinámicos de la CH en respuesta a estímulos químicos o ambientales pueden modificar la cantidad o actividad de acuaporinas (Boursiac *et al.*, 2005). Estas proteínas pueden regular el movimiento de agua en ambos sentidos. Si la absorción de agua se ve limitada, la regulación “positiva” de la expresión de acuaporinas, podría mejorar la permeabilidad celular, incrementando la conductividad hidráulica de las raíces y contribuyendo de esta forma a la supervivencia de las plantas durante períodos de sequía (Siefritz *et al.*, 2002). La regulación “negativa” en la expresión de las acuaporinas podría resultar en

una reducción de la permeabilidad de las membranas para promover la conservación del agua en las células durante periodos de estrés hídrico (Jang *et al.*, 2004).

Los autores que han reportado un aumento de la CH en plantas bajo RPA lo han atribuido (sin demostrarlo) a la expresión de acuaporinas (Hu *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2013) para explicar la mayor absorción de agua. Por otra parte, McLean y col. (2011) señalaron que el RPA podría inducir cambios rápidos en la CH y en la expresión de acuaporinas en las raíces, que juegan un importante rol en el ajuste de absorción de agua en el corto plazo, particularmente en especies adaptadas a una disponibilidad heterogénea de agua. El reciente descubrimiento de las acuaporinas ha llevado a establecer nuevas hipótesis para explicar los cambios dinámicos en la CH, aunque aún no han podido comprobarse en condiciones reales de campo. De todas formas, la plasticidad de la actividad del sistema radicular y su capacidad para adaptarse a entornos de suelo variables, es sobre todo consecuencia de su arquitectura, la morfología de las raíces y su metabolismo (Eissenstat, 1997). Por lo tanto, el transporte de agua se determina en gran parte por las características anatómicas y morfológicas de las raíces, tales como el diámetro o la longitud, el grado de suberización y la vía de transporte radial y axial de agua tienen una gran influencia sobre la conductividad hidráulica (Kramer y Boyer, 1995).

2.3.5 Efectos del Riego Parcial Alterno sobre la conductancia estomática (g_s)

Los estomas son estructuras localizadas entre las células epidérmicas para asegurar el intercambio de gases (CO_2 y H_2O), y se forman solamente en el envés de las hojas, donde están cubiertos por una capa densa de pelos aparasolados, en el caso del olivo. La salida de agua está regulada por el mecanismo de apertura y cierre de los mismos, por la presencia de esta capa protectora y por la localización de los estomas exclusivamente en la parte inferior de las hojas (Rapoport, 2008). En la regulación estomática intervienen varios factores ambientales en diferente medida. Uno de los factores clave es el estado hídrico de la planta, el cual tiene una gran influencia en el grado de intensidad en el que los estomas controlan la transpiración y la asimilación (Kramer y Boyer, 1995). Xiloyannis y col. (1998) reportaron que el estrés

hídrico en olivo produce una disminución de los valores de conductancia estomática (g_s) y una alteración en su ciclo diario, dando lugar a valores máximos sensiblemente inferiores que los obtenidos en buenas condiciones hídricas. Moriana y col. (2002) describió en detalle la respuesta estomática del olivo a los déficits hídricos. El efecto de la sequía sobre la conductancia se ha relacionado con la disminución del potencial hídrico de hoja y con la emisión de señales químicas (ABA) de las raíces en suelo seco (Schulze, 1986) aunque, la naturaleza de las señales es compleja. Muchas publicaciones se refieren a señales hidráulicas (ver resumen en Kramer y Boyer, 1995) o también a químicas (Gowing *et al.*, 1990; Davies *et al.*, 2001), y algunas a la interacción de ambas (Tardieu y Davies 1992, 1993). La existencia de señales químicas ha sido validado en algunos estudios de campo (Davies *et al.*, 2000) y es una de las explicaciones propuestas para justificar las respuestas positivas al RPA. Varios autores han reportado una disminución de g_s en ensayos de RPA con raíces divididas (Bongi y Palliotti, 1994; Dry y Loveys, 1999; Whabbi *et al.*, 2005; Centritto *et al.*, 2005; Fernández *et al.*, 2006; Morales-Sillero *et al.*, 2013). En un ensayo de RPA en olivos cv. Picholine marocaine en condiciones de campo, Whabbi y col. (2005), reportaron una disminución significativa de la g_s en árboles bajo RPA en mediciones realizadas por la tarde, mientras que no registraron diferencias respecto del control por la mañana y al mediodía. No se han encontrado publicaciones que describan un incremento temporal de la g_s como respuesta al aumento de la CH como reportan Hu y col. (2011) y Yang y col. (2013) como consecuencia del cambio de zona regada en RPA.

2.3.6 **Efecto del Riego Parcial sobre la Fotosíntesis (A)**

La fotosíntesis es el proceso básico de asimilación de carbono. En la fotosíntesis la energía solar es fijada en los pigmentos verdes (clorofila) de la planta, en particular en las hojas, y se emplea en la conversión de anhídrido carbónico (CO_2) en hidratos de carbono, librándose oxígeno en el proceso. La fotosíntesis en el olivo sigue el patrón típico de las especies leñosas del mediterráneo con un valor máximo por la mañana que va cayendo hacia el mediodía (Moriana *et al.*, 2002). Durante el otoño, debido al bajo déficit de presión de vapor y evapotranspiración de referencia, se observan valores muy altos de A en olivo (Moriana *et al.*, 2002). Diferentes factores afectan a la

fotosíntesis. Los principales son la radiación, la concentración de CO₂, la temperatura, la disponibilidad de agua y nutrientes y la superficie foliar iluminada. Sin duda el agua y los nutrientes son factores usualmente limitantes de la fotosíntesis del olivo. El estrés hídrico reduce la asimilación al afectar directamente a los procesos fotoquímicos implicados o al inducir el cierre de estomas, lo que limita el CO₂ disponible y la transpiración (Rallo y Cuevas, 2008). La sequía produce una disminución de la g_s y un aumento de la influencia de la regulación estomática en la transpiración y la A (Jones, 1998). Como se mencionó anteriormente, varios investigadores coinciden en que el RPA induce una disminución de g_s debido a las raíces en suelo seco (Bonghi y Palliotti, 1994; Dry y Loveys, 1999; Whabbi *et al.*, 2005; Centritto *et al.*, 2005; Fernández *et al.*, 2006; Morales-Sillero *et al.*, 2013) pero existe cierta controversia en la bibliografía sobre el efecto que ésta técnica tiene en la asimilación. Algunos ensayos sostienen que el RPA disminuye la g_s sin reducir la A (dos Santos *et al.*, 2003; de Souza *et al.*, 2003, 2005), mientras que por otro lado se ha observado una disminución de la A en plantas bajo RPA (Whabbi *et al.*, 2005; Centritto *et al.*, 2005; Fernández *et al.*, 2006). De acuerdo con Bradford y Hsiao (1982), la importancia de la limitación estomática en la asimilación frente a las no estomáticas depende del grado y duración del estrés hídrico.

3 MATERIALES Y METODOS

3.1 Material Vegetal

Se utilizaron árboles plantados en maceta de *Olea europaea* L. cv. Arbequina. De origen español, su nombre proviene de Arbeca, pueblo de la provincia de Lérida, Cataluña. Posee una capacidad de enraizamiento elevada. De vigor reducido, lo que permite su utilización en plantaciones intensivas, es de precoz entrada en producción y de productividad elevada y constante. Su época de floración es media y es considerada auto-compatible. La fuerza de retención de sus frutos es media, pero su pequeño calibre dificulta la recolección mecánica con vibrador de troncos. El rendimiento graso es elevado y la calidad de su aceite excelente, principalmente por sus buenas características organolépticas, aunque presenta baja estabilidad (Rallo *et al.*, 2005). Variedad considerada resistente al frío, tolerante a la salinidad y susceptible a



Fotografía 1

clorosis férrica en terrenos muy calizos (Rallo *et al.*, 2005; Barranco, 2008). La bibliografía coincide en que posee cierta tolerancia a repilo (Rallo *et al.*, 2005; Barranco, 2008) mientras que discrepa respecto de la verticilosis, algunos autores le atribuyen cierta tolerancia a la verticilosis (Barranco, 2008) mientras que otros la consideran sensible (Rallo *et al.*, 2005).

3.2 Descripción de los experimentos

El estudio se llevó a cabo en las instalaciones del IAS-CSIC, finca Alameda del Obispo, Córdoba, España (Latitud 37° 51' 35" N, Longitud 4° 47' 50" W, Altura 92 msnm). Se utilizaron 9 plantas de *Olea europaea* L. de vivero de aproximadamente un año de edad, las cuales se colocaron sobre dos macetas de 20 litros cada una, separándose su sistema radicular entre las dos el 7 de Abril de 2010 (Fotografía 1). Por tanto, cuando se comenzó el experimento en 2012, las plantas se habían desarrollado en el sistema de dos macetas durante más de dos años, tiempo más que suficiente para una colonización completa del suelo de cada maceta. Se utilizó como sustrato una

mezcla de arena, limo y turba en proporciones iguales (1:1:1) y durante todo el tiempo previo al experimento se regaron las dos macetas de cada planta con un gotero de 4 l/h por planta. Al comienzo del experimento, la superficie de las macetas se cubrió con corcho para evitar pérdidas por evaporación de agua desde el suelo y facilitar las mediciones directas de la transpiración del árbol.

Para estudiar el efecto del riego parcial de raíces sobre la conductancia hidráulica del sistema suelo-planta (CH_{s-p}) se aplicaron 3 tratamientos distribuidos en bloques al azar. A cada planta (parcela experimental) se le aplicó un tratamiento. Los tratamientos consistieron en:

1. Riego Parcial Alterno de raíces (RPA), en el que se alternó el riego entre macetas de un mismo árbol cada 7 días.
2. Riego Total (RT), en el cual se regaron a la vez ambas macetas de cada árbol.
3. Riego Parcial Fijo de raíces (RPF), en el que se regó continuamente una maceta por árbol, dejando la restante siempre seca.

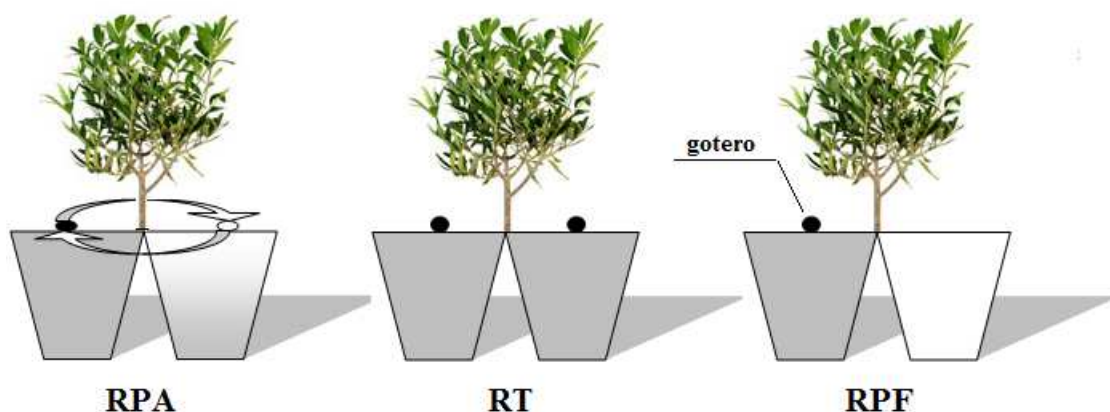


Figura 1. Esquema de los tratamientos de riego aplicados. RPA: riego parcial alternativo; RT: riego total; RPF: riego parcial fijo.

Para diferenciar entre el efecto de la alternancia de riego entre los dos sectores del sistema radicular y el efecto directo del riego deficitario sobre la resistencia suelo-raíz, se aplicó la misma lámina de agua en cada tratamiento. En los tratamientos RPA y RPF se regó la maceta correspondiente a la mitad del sistema radicular con un gotero de 4 l/h, mientras que en RT las dos macetas se regaron con dos goteros de 2 l/h. De esta forma, el mismo tiempo

de riego suministró la misma dotación de agua a los tres tratamientos experimentales. Al momento de alternar el riego en RPA, se aplicaba un riego por inundación suficiente para humedecer uniformemente todo el volumen de suelo en cada maceta con riego en los tres tratamientos (esto se realizó solamente en el ciclo de alta demanda).

Los tratamientos comenzaron a aplicarse el 11 de julio de 2012. Para minimizar el efecto de humedecer una frente a dos macetas, se incrementó la frecuencia de riego, pasando de uno a tres riegos de 30' por día (aplicados a las 9:30, 14:30 y 19:30hs). Con esta modificación tampoco se consiguió igualar el estado hídrico de las plantas sometidas a RPA con las plantas bajo RT. La alta demanda evaporativa cuando se realizaron estas medidas impidió a las plantas recuperar su estado hídrico al nivel del tratamiento RT cuando el riego de su sistema radicular se limita parcialmente. Por este motivo se planteó el ensayo en ciclos denominados de alta y baja demanda evaporativa del ambiente, que estuvieron determinados por la evapotranspiración de referencia (ET_o) de la Estación Meteorológica Santaella perteneciente al IAS, CSIC.

3.3 Potencial hídrico

Periódicamente se midió con cámara de presión (Soil Moisture Corp. Model 3000F01; Fotografía 2) el potencial hídrico de tronco pre-amanecer (ψ_a) y potencial hídrico de tronco al medio día (ψ_{md}). Para ambas mediciones se seleccionaron hojas cercanas a tallos principales y se taparon con papel aluminio durante 10 minutos para ψ_a y durante 30 minutos para ψ_{md} antes de cada medición para equilibrar el estado hídrico de las hojas con el del tronco.



Fotografía 2

3.4 Transpiración

La transpiración de las plantas (T) se calculó por diferencia de peso (Fotografía 3). Para realizar las mediciones se pesaron diariamente los árboles a las 11hs y 14 hs utilizando un gato hidráulico y una balanza con precisión de gramos para valores medios de pérdidas de peso que oscilaron entre 1.400 y 80 gr. en el lapso de tres horas señalado. Como la superficie de cada maceta estaba cubierta con corcho, se estableció que la pérdida de peso del sistema suelo-plantas en el periodo de tiempo considerado, corresponde a pérdidas de agua por transpiración. Se consideraron despreciables las pérdidas por evaporación.



Fotografía 3

Calculo de transpiración:

$$T \text{ (Kg h}^{-1}\text{)} = \frac{\text{peso (Kg) 11hs} - \text{peso (Kg) 14hs}}{14 - 11}$$

La transpiración medida inicialmente en Kg h⁻¹ se expresó en m³ s⁻¹

El cálculo de transpiración se realizó en este intervalo de tiempo por considerar que el potencial hídrico no varía significativamente entre las 11 y 14 hs. Para tal motivo, se realizaron mediciones de ψ_{hoja} entre las 9:30 y las 14 hs en hojas de tres plantas de características similares a las del ensayo (en edad y disposición de raíces). En la Figura 2 se presentan los resultados.

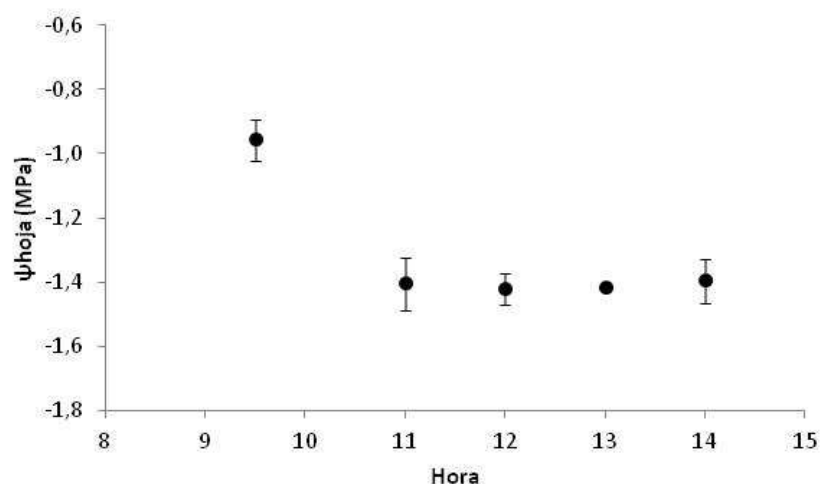


Figura 2. Curva diaria de potencial hídrico de hoja medido entre las 9:30 hs y las 14hs. Las barras representan el error estándar de la media.

3.5 Conductancia hídrica (CH)

Pavel y Fereres (1998) calcularon la resistencia del sistema suelo-planta mediante la siguiente ecuación:

$$r_{s-p} = \Delta\psi_t / T$$

Donde:

$\Delta\psi_t$: es el gradiente de potencial hídrico de tronco, calculado como la diferencia entre el ψ_a (potencial pre-amanecer que refleja el ψ del suelo al ser despreciable la T), y el ψ_{md} .

T: transpiración, calculada por diferencia de peso entre las 11 y 14 hs.

A partir de esto determinamos para nuestro ensayo la conductancia hidráulica del sistema suelo-raíz (CH_{s-p}) como la inversa de la r_{s-p} :

$$CH_{s-p} = 1 / r_{s-p}$$

La unidad de los valores de CH_{s-p} se expresa en $m^3 MPa^{-1} s^{-1}$

3.6 Conductancia hídrica media (CHm)

Para analizar la respuesta de los árboles a los tratamientos de riego aplicados se determinó la conductancia hídrica media (CHm) a partir de los valores diarios de CH.

3.7 Relación entre el área foliar de los árboles y su CHm.

Nardini y col. (2006) reportaron una relación lineal entre el área foliar y la CH de raíz en un experimento llevado a cabo con *Olea europaea* L. cv. Lecchino. Estos investigadores utilizaron clones de bajo y alto vigor de la cv. Lecchino y al relacionar el área foliar de árboles de ambos clones obtuvieron una correlación lineal significativa ($r^2 = 0,968$) y positiva que indica que a mayor área foliar, mayor CH. A partir de lo expuesto por estos autores, se midió el área foliar de cada árbol, cortando todas sus hojas y midiendo su área con un medidor de área (Li-Cor Model 3100) y se la relacionó con su CHm.

3.8 Relación entre la longitud radicular bajo riego y su CHm.

Una vez finalizado el ensayo, se extrajeron las raíces de cada maceta (Fotografía 4) lavando cuidadosamente el suelo de cada una, se secaron en horno a 70°C durante 24 horas y se pesaron. Posteriormente, se tomaron cuatro sub-muestras de distinta longitud, se pesaron y se midió la longitud. A partir de estas muestras se estimó la longitud total del sistema radicular de cada maceta y se la relacionó con la CHm de cada árbol.



Fotografía 4

3.9 Conductancia hídrica normalizada por área foliar y conductividad hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego.

Se normalizó la CH por área foliar para analizar la CHm por unidad de área foliar. También se analizó la CHm por unidad de longitud radicular bajo riego. Esto se calculó como el cociente de la CH o CHm de cada árbol y su área foliar o longitud radicular bajo riego para cada caso.

3.10 Asimilación de carbono (A) y conductancia estomática (g_s)

Se realizaron mediciones de asimilación de carbono (A) y conductancia estomática (g_s) para determinar el efecto de los tratamientos de riego aplicados sobre estos parámetros. Las mediciones de A y g_s se realizaron con medidor de fotosíntesis (ADC BioScintific Ltd. modelo LCpro-SD). Los valores obtenidos se ajustaron por el área foliar que



Fotografía 5

efectivamente era introducida en la cámara. Para ello, primero se tomó una fotografía de cada hoja sobre papel milimetrado y se calculó, utilizando el programa ENVI, el área foliar de la porción de hoja que era introducida en la cámara de la pinza del LCpro-SD. Una vez estimada el área foliar, se la relacionó con el área de la cámara y se ajustaron los valores de A y g_s .

Las altas temperaturas registradas durante el mes de agosto (entre el 6 y el 20/8) impidieron el normal funcionamiento del equipo de medición. A partir de octubre se retomaron las mediciones de A y g_s normalmente. A partir de octubre se realizaron mediciones de conductancia estomática (g_s) con el instrumento SC-1 Leaf porometer (Decagon Devices).

3.11 Ciclos de medición

El experimento se dividió en 4 ciclos para analizar la respuesta de la CH_{s-p} bajo diferentes condiciones. Los ciclos estuvieron determinados por la demanda evaporativa, estimada como evapotranspiración de referencia (ETo), y por el cambio en el régimen de riego en RPF. Finalmente se realizó un ciclo de desecación.

3.11.1 Ciclos caracterizados por la evapotranspiración de referencia (ETo)

El primer y segundo ciclo se caracterizaron principalmente por la ETo (Tabla 1). El primer ciclo, denominado de alta demanda evaporativa, tuvo una

duración de 15 días, del 6 al 20 de agosto de 2012 con una ETo media por día de 6,2 mm. Durante este ciclo se cambian las macetas bajo riego en RPA los días 6 y 14 de agosto. El segundo ciclo, denominado de baja demanda evaporativa, tuvo una duración de 22 días (del 2 al 23 de octubre de 2012) con una ETo media por día de 2,9 mm. Durante este ciclo se alterna tres veces el riego en RPA, los días 3, 10 y 16 de octubre. Se realizaron mediciones de T , ψ_a , ψ_{md} , en ambos ciclos. En el ciclo de baja demanda también se midió A y g_s . En la tabla 2 se presentan los valores de ETo, temperaturas medias y láminas de riego de cada ciclo.

Tabla 1. Valores de evapotranspiración de referencia (ETo) acumulada por ciclo, evapotranspiración de referencia media por ciclo (ETo media), lámina de riego aplicada por día y por árbol y temperatura media por ciclo.

| Ciclo | Tratamiento | ETo (mm) | ETo media (mm) | Lámina/maceta (l /árbol/día) | Temperatura media (°C) |
|--------------------------|-------------|----------|----------------|------------------------------|------------------------|
| Alta demanda | RPA | 92,7 | 6,2 | 6 / 0 → 0 / 6 | 29 |
| | RT | | | 3 / 3 | |
| | RPF | | | 6 / 0 | |
| Baja demanda | RPA | 64,1 | 2,9 | 6 / 0 → 0 / 6 | 20,1 |
| | RT | | | 3 / 3 | |
| | RPF | | | 6 / 0 | |
| Cambio de régimen | RPA | 12,7 | 1,3 | 6 / 0 → 0 / 6 | 14,1 |
| | RT | | | 3 / 3 | |
| | RPF | | | 3 / 3 | |
| Desecación | RPA | 30 | 1,7 | 0 / 0 | 9.9 |
| | RT | | | 3 / 3 | |
| | RPF | | | 6 / 0 | |

3.11.2 **Ciclo: Cambio de régimen de riego.**

Este ciclo tiene una duración de 10 días, entre el 5 y el 14 de noviembre y se desarrolló dentro de invernadero para resguardar los árboles de las lluvias típicas de la época y continuar con las mediciones. El día 5 de octubre se cambia el régimen de riego de RPF y comienza a regarse de manera convencional, humedeciendo ambas macetas de cada árbol por



Fotografía 6

lo que este tratamiento se denomina riego parcial fijo recuperado (RPF₁). En este ciclo se alterna el riego en RPA los días 5 y 12 de noviembre. Se realizaron mediciones de T , ψ_a , ψ_{md} , A y g_s .

3.11.3 **Ciclo: Desección**

Para evaluar el efecto del estrés hídrico sobre la CH_{s-p} se sometieron las plantas a diferentes niveles de restricción hídrica. Los tratamientos aplicados fueron:

1. Restricción total del riego (SR). En este tratamiento se suspende totalmente el riego. Se aplica este tratamiento a los árboles que anteriormente estuvieron bajo RPA
2. Riego total (RT). Se riegan ambas macetas de cada árbol.
3. Restricción parcial de riego (RP). Se riega una maceta por árbol. Este tratamiento se aplicó a los árboles que anteriormente estuvieron bajo RPF.

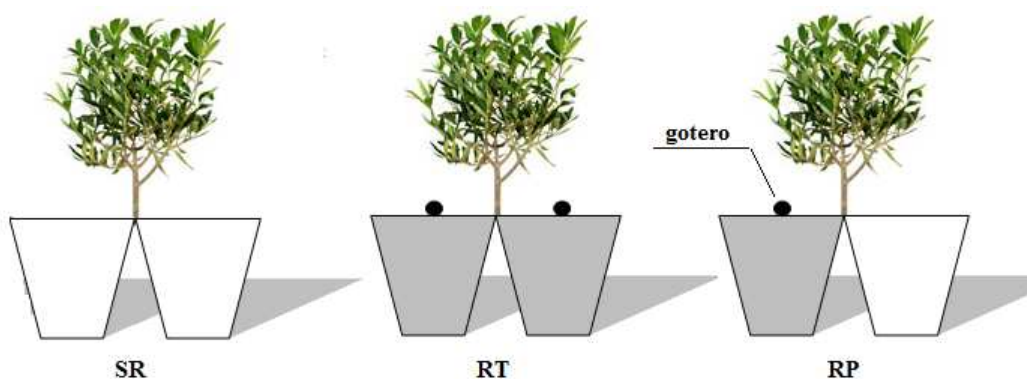


Figura 3 Esquema de los tratamientos de riego en el ciclo de desecación. SR: sin riego; RT: riego total; RP: riego parcial.

El ciclo de desecación tuvo una duración de 18 días, entre el 8 y el 25 de febrero de 2013. Los tratamientos comenzaron a aplicarse el 8 de febrero, después de las mediciones de potencial y transpiración. Se realizaron las mediciones correspondientes de T , ψ_a , ψ_{md} , A y g_s . Durante este período las plantas permanecieron dentro en invernadero.

3.12 Análisis estadístico

Se compararon las medias de conductancia hidráulica diaria (CH_{s-p}), conductancia hidráulica media (CH_m), conductancia hidráulica normalizada por área foliar, conductividad hidráulica por unidad de longitud radicular, $\Delta\psi_t$, g_s y A con un análisis de la varianza (ANOVA) con niveles de significancia de $P \leq 0,05$. En los casos en que el ANOVA resultó significativo, para la separación de medias se aplicó el test de Tuckey. El programa utilizado para el análisis fue InfoStat/Profesional Versión 1.1.

4 RESULTADOS

4.1 Respuesta de la conductancia hídrica del olivo al régimen de riego bajo alta demanda evaporativa.

4.1.1 *Potencial hídrico*

En la figura 4 se presenta la media del potencial hídrico de tronco pre-amanecer (ψ_a) de potencial hídrico de tronco al mediodía (ψ_{md}) y del gradiente de potencial de tronco ($\Delta\psi_t$) para los tres tratamientos de riego aplicados. Hubo diferencias significativas de potencial de ψ_{md} entre tratamientos, donde RT tuvo la media de potencial de tallo más positiva durante el ciclo de alta demanda. También se observaron diferencias significativas de $\Delta\psi_t$ entre tratamientos, donde los valores más bajos se observaron en RT.

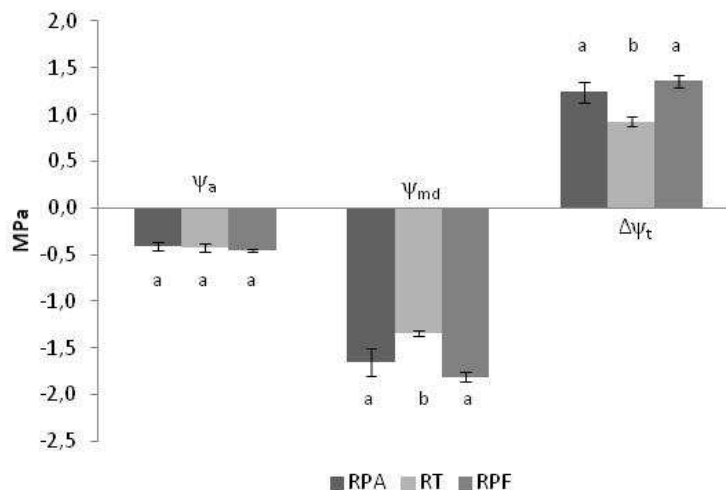


Figura 4. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ para los tratamientos de RPA (riego parcial alterno), RT (riego total) y RPF (riego parcial fijo) durante el ciclo de alta demanda evaporativa. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

4.1.2 *Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CH_m)*

Durante el ciclo de alta demanda evaporativa (del 6 al 20 de agosto), los árboles del tratamiento RT mostraron los mayores valores de CH_{s-p} (Figura 5). En la Tabla 2 se presentan los valores de CH_{s-p} para cada tratamiento en las 6 mediciones correspondientes al ciclo. En la primera parte del ciclo (6, 7 y 8 de agosto) se observó que la CH_{s-p} del tratamiento RPA se incrementó después del primer cambio de riego realizado el 6 de agosto. No se encontraron

diferencias significativas entre tratamientos el día 7 de agosto. En la segunda parte del ciclo (15, 17 y 20 de agosto) las diferencias observadas fueron más marcadas entre tratamientos, siendo la CH del tratamiento RT aproximadamente el doble de la obtenida en los tratamientos de riego parcial (RPA y RPF). Concretamente, las diferencias en CHm entre tratamientos fueron estadísticamente significativas ($P = 0,0018$), disminuyendo la CHm del tratamiento RPA un 47% y la del RPF un 49%, ambas respecto a la del tratamiento RT. No hubo diferencias entre la CHm de árboles bajo ambos sistemas de riego parcial (Figura 6).

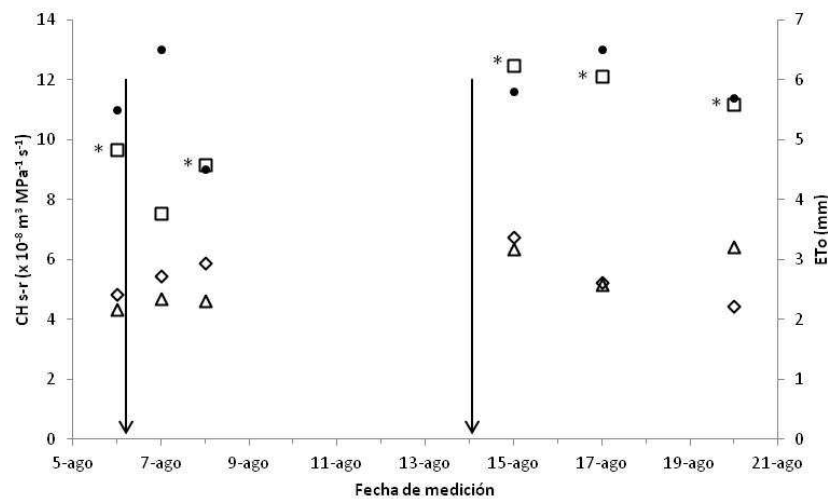


Figura 5. Evolución de la Conductancia hidráulica del sistema suelo raíz (CH_{s-p}) durante el ciclo de alta demanda evaporativa para los tratamientos: riego parcial alterno (RPA; rombos); riego total (RT, cuadros), riego parcial fijo (RPF, triángulos). Evapotranspiración de referencia (ET_o , círculos). Las líneas indican la fecha en que se alternó el riego entre las dos macetas del tratamiento RPA. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

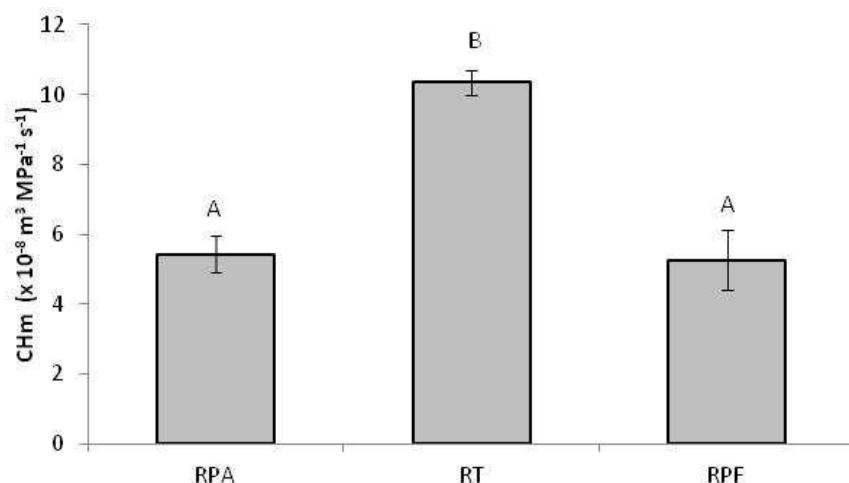


Figura 6. Conductancia hidráulica media de cada tratamiento (CHm) durante el ciclo de alta demanda evaporativa. RPA: riego parcial alterno, RT: riego total, RPF: riego parcial fijo. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Tabla 2. Media de la Conductancia hídrica (CH_{s-p}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de alta demanda evaporativa. RPA: riego parcial alterno, RT: riego total y RPF: riego parcial fijo. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | CH_{s-p} (x 10 ⁻⁸ m ³ MPa ⁻¹ s ⁻¹) |
|-------|-------------|--|
| 6/8 | RPA | 4,84 a |
| | RT | 9,70 b |
| | RPF | 4,33 a |
| 7/8 | RPA | 5,47 a |
| | RT | 7,53 a |
| | RPF | 4,67 a |
| 8/8 | RPA | 5,87 ab |
| | RT | 9,17 b |
| | RPF | 4,60 a |
| 15/8 | RPA | 6,74 a |
| | RT | 12,50 b |
| | RPF | 6,37 a |
| 17/8 | RPA | 5,24 a |
| | RT | 12,13 b |
| | RPF | 5,20 a |
| 20/8 | RPA | 4,45 a |
| | RT | 11,20 b |
| | RPF | 6,43 a |

Como la respuesta varió entre árboles de un mismo tratamiento, se analizó la respuesta dentro de cada tratamiento. En la figura 7 se representa la evolución de la CH_{s-p} por árbol para los tres tratamientos a lo largo del ciclo de alta demanda evaporativa. En general, los árboles de los tratamientos de riego parcial (RPA y RPF) muestran una respuesta más heterogénea que los árboles de RT. Los valores más altos corresponden como se observó anteriormente, a los árboles bajo RT y la diferencia fue más marcada en la segunda parte del ciclo (figura 7B). En el tratamiento de RT se observa una evolución de la CH_{s-p} que es similar en los tres árboles, y que en general responde a la ETo, mientras que en los tratamientos de RPA y RPF la CH_{s-p} de los árboles se presenta más errática, con variaciones muy marcadas.

En la figura 8 se presenta la evolución del gradiente de potencial de tronco ($\Delta\psi_t$) para los tres tratamientos en el ciclo de alta demanda evaporativa. Los valores más bajos se observaron siempre en los árboles bajo RT. En la figura 9 se presenta la evolución de los valores de transpiración durante el ciclo de alta demanda para cada tratamiento.

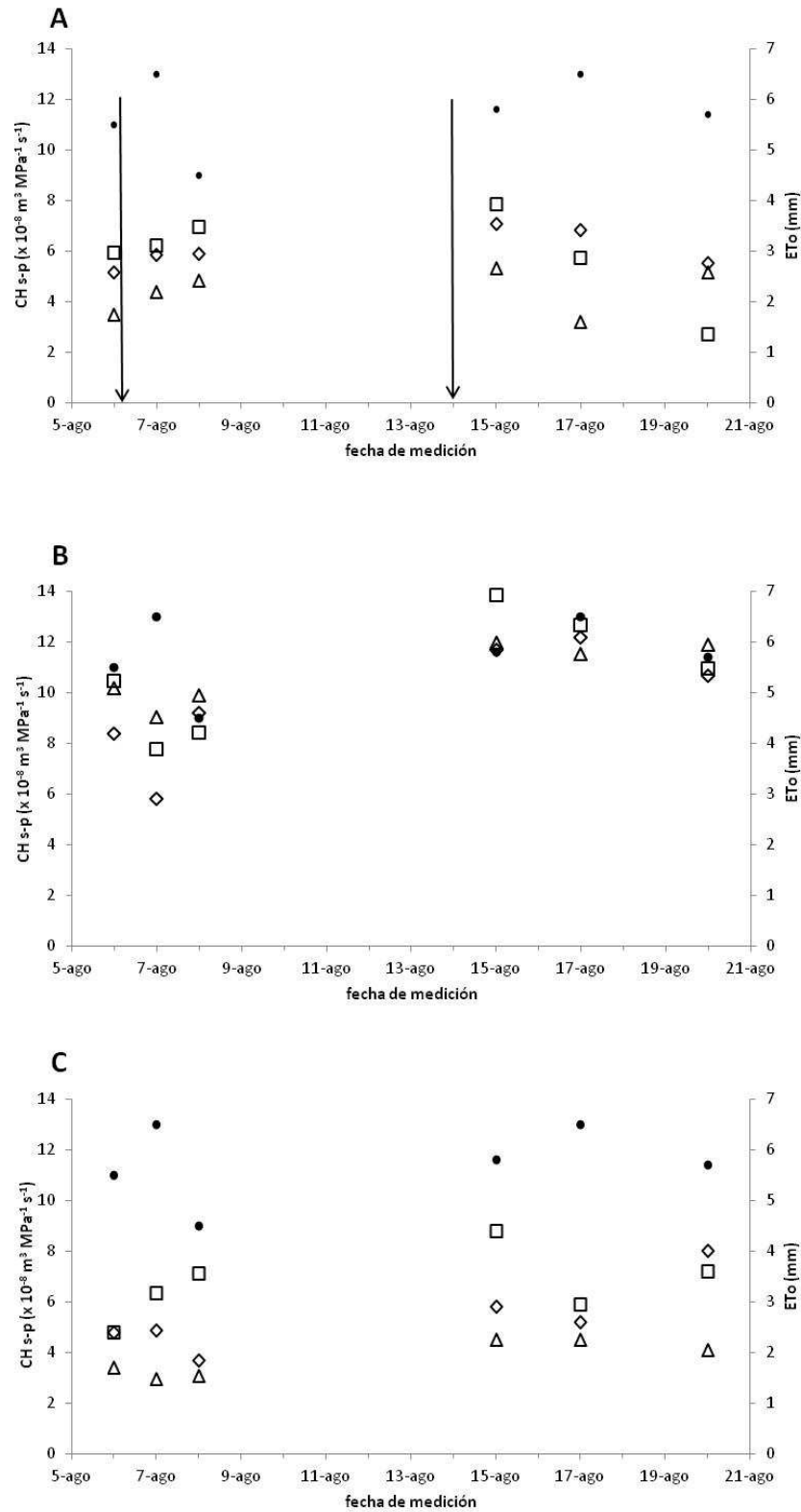


Figura 7. Evolución de la CH_{s-p} por árbol. **A:** RPA, **B:** RT, **C:** RPF. Las líneas indican la fecha en que se alternó el riego entre las dos macetas del tratamiento RPA. Para cada tratamiento corresponde: árbol 1 (rombos), árbol 2 (cuadros) y árbol 3 (triángulos).

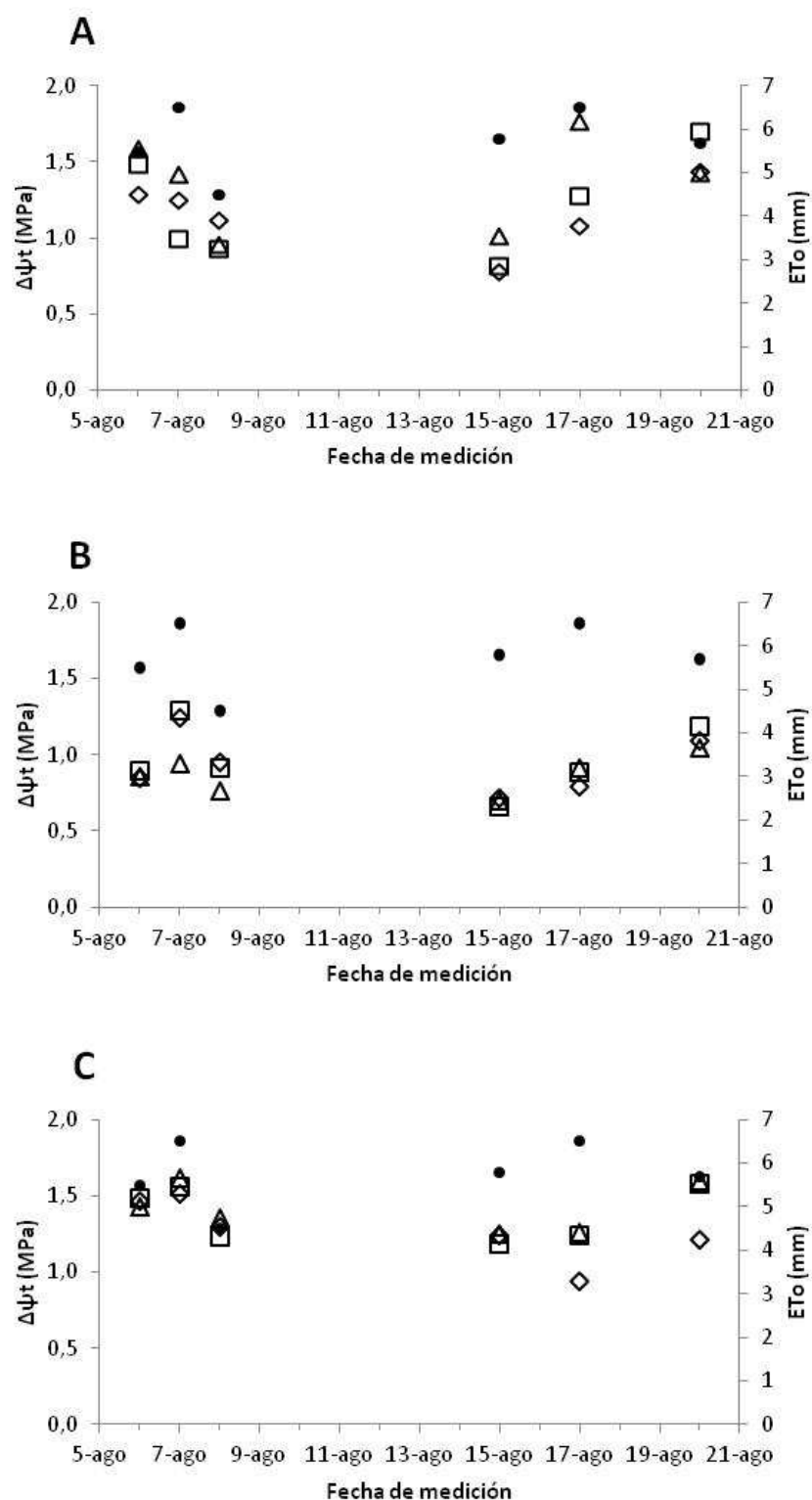


Figura 8. Evolución del $\Delta\psi_t$ por árbol durante el ciclo de alta demanda evaporativa. **A:** RPA, **B:** RT, **C:** RPF. Para cada tratamiento corresponde: árbol 1 (rombos), árbol 2 (cuadros) y árbol 3 (triángulos).

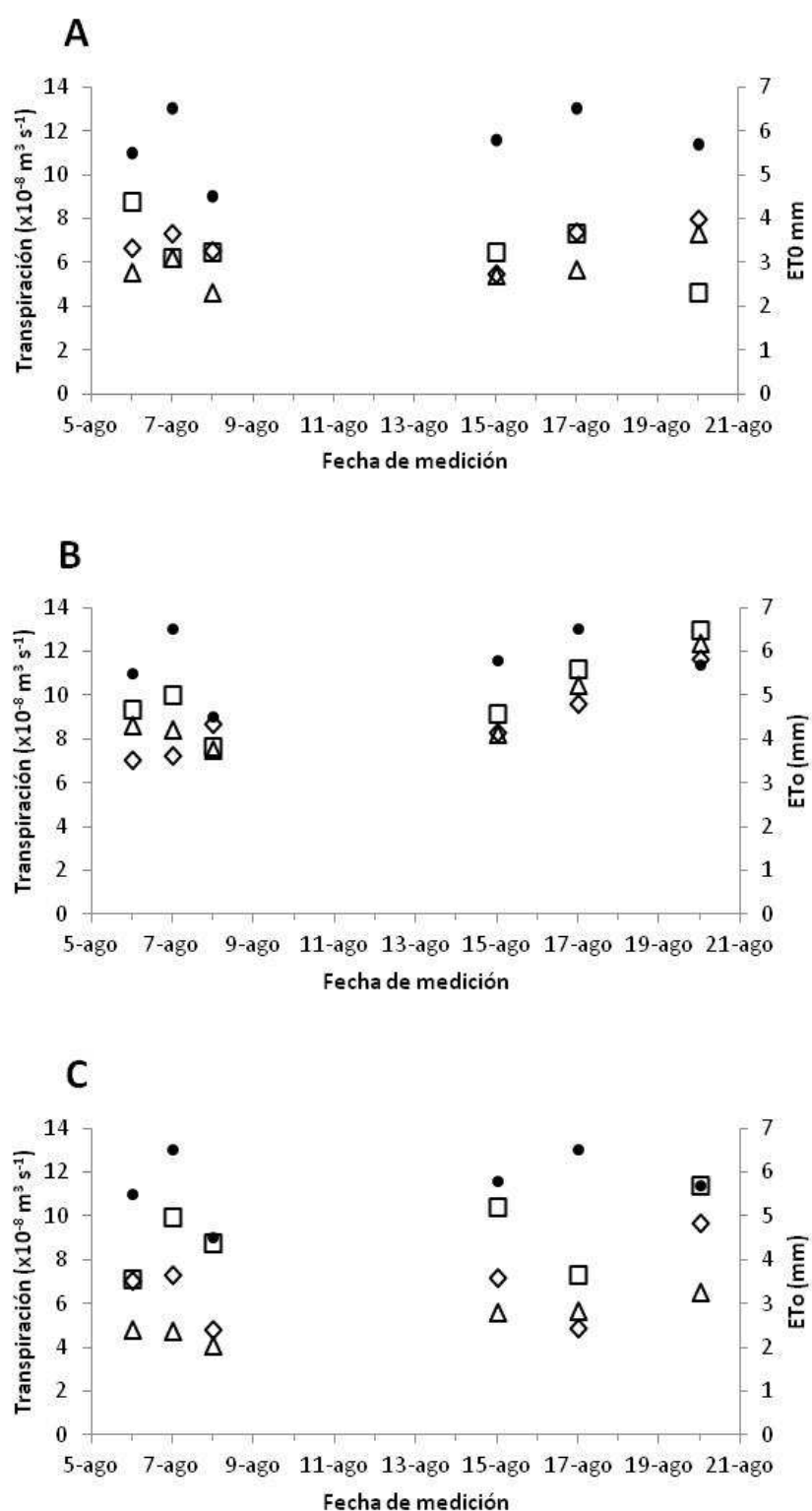


Figura 9. Evolución de la Transpiración (T) durante el ciclo de alta demanda evaporativa. **A:** RPA, **B:** RT, **C:** RPF. Para cada tratamiento corresponde: árbol 1 (rombos), árbol 2 (cuadros) y árbol 3 (triángulos). ETo (círculos)

4.1.3 *Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol, el área foliar y la longitud del sistema radicular*

En la figura 10A se presenta el peso de las raíces de cada maceta para cada árbol del experimento, separando entre raíces y la sección (parte tronco y parte engrosamiento de la raíz principal) que une el tronco con el sistema radicular. En la 10B se presenta la densidad radical por maceta para cada árbol. No hubo diferencias significativas de longitud total de raíces entre tratamientos (datos no mostrados).

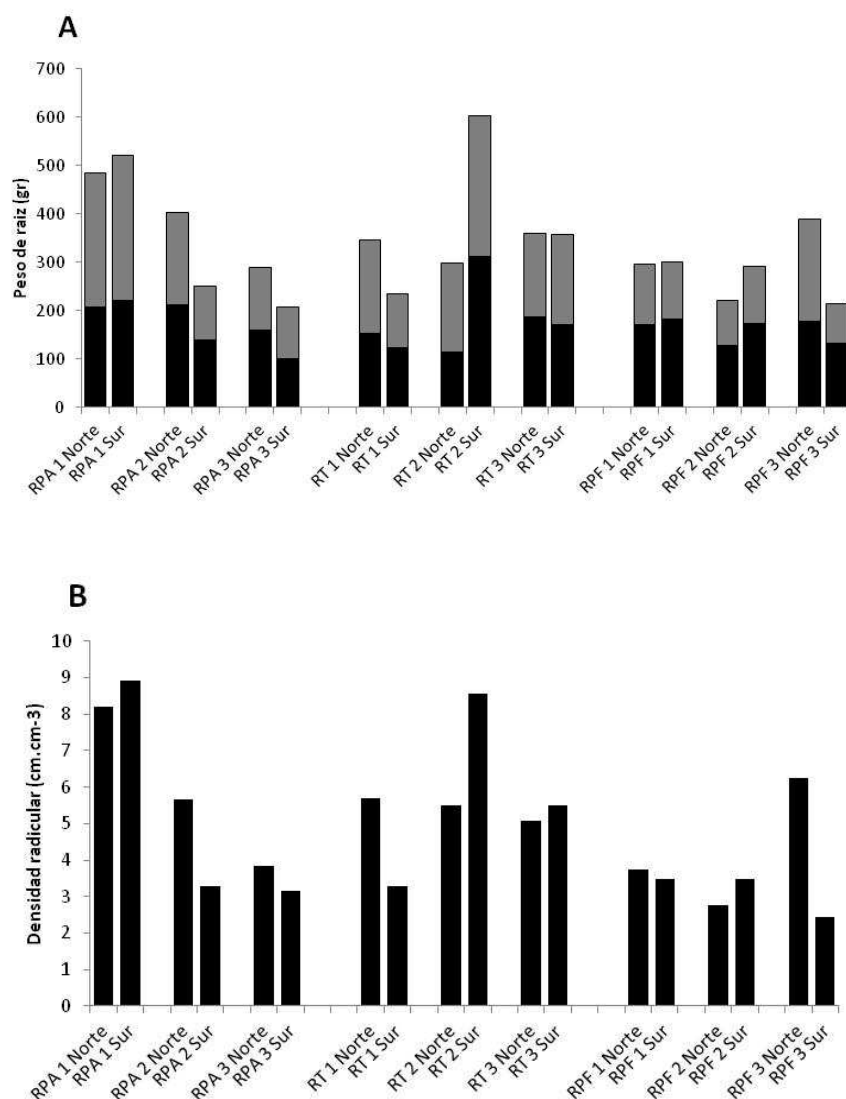


Figura 10. **A.** Sistema radicular por maceta para cada árbol para los tratamientos RPA, RT y RPF. Las barras oscuras representan el peso de madera, las barras grises representan el peso de raíces. **B.** Densidad radical por maceta para cada árbol para los tratamientos RPA, RT y RPF.

En la tabla 3 se presenta la longitud radicular por árbol, la longitud radicular estimada bajo riego y el área foliar de cada árbol.

Tabla 3. Longitud radicular total, longitud radicular bajo riego y área foliar por árbol.

| Tratamiento | Árbol | Long total de raíces (m) | Longitud considerada bajo riego (m) | Porcentaje considerado bajo riego (%) | Área foliar (m ²) |
|-------------|-------|--------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|
| RPA | 1 | 3427 | 1713,5 | 50 | 1,36 |
| | 2 | 1787 | 893,5 | 50 | 1,15 |
| | 3 | 1395 | 697,5 | 50 | 0,71 |
| RT | 1 | 1795 | 1795 | 100 | 1,09 |
| | 2 | 2814 | 2814 | 100 | 1,98 |
| | 3 | 2115 | 2115 | 100 | 1,24 |
| RPF | 1 | 1449 | 751 | 52 | 1,09 |
| | 2 | 1252 | 699 | 56 | 0,89 |
| | 3 | 1739 | 490 | 28 | 0,68 |

En la figura 11A se presenta la correlación entre la longitud total de raíces de cada árbol y la conductancia hídrica media del ciclo de alta demanda, dicha correlación no fue significativa ($r^2 = 0,12$; $P = 0,36$). Sin embargo, la correlación sí fue significativa ($P = 0,0014$) y positiva entre la longitud radicular humedecida por árbol y su CHm durante el ciclo de alta demanda (figura 11B). En la tabla 2 se observan los valores de longitud radicular total y longitud radicular bajo riego de cada árbol. Para los árboles de RT se utilizó la longitud total de raíces (100%), para los árboles de RPF se utilizó la longitud de las raíces de la maceta que se regaba y para el tratamiento RPA, se utilizó la media de la longitud radicular de las dos macetas de cada árbol (50%). También se observó una relación lineal significativa ($r^2 = 0,5$; $P = 0,03$) y positiva entre el área foliar de cada árbol y su CHm para el ciclo de alta demanda (Figura 12).

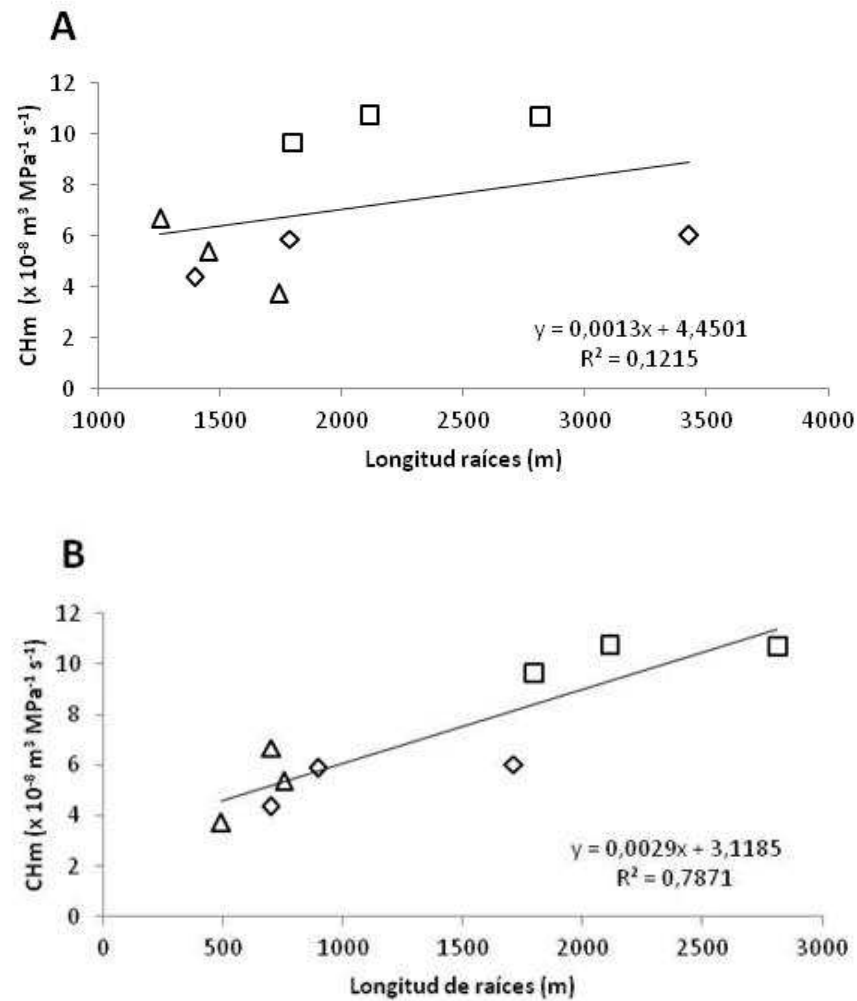


Figura 11. **A**, Relación entre longitud total de raíces por árbol y CHm durante el ciclo de alta demanda evaporativa ($r^2 = 0,12$). **B**, Relación entre la longitud de raíces bajo riego y la CHm de cada árbol durante el ciclo de alta demanda evaporativa ($r^2 = 0,79$). Los cuadros corresponden a los árboles bajo RT, los rombos a RPA y los triángulos a RPF.

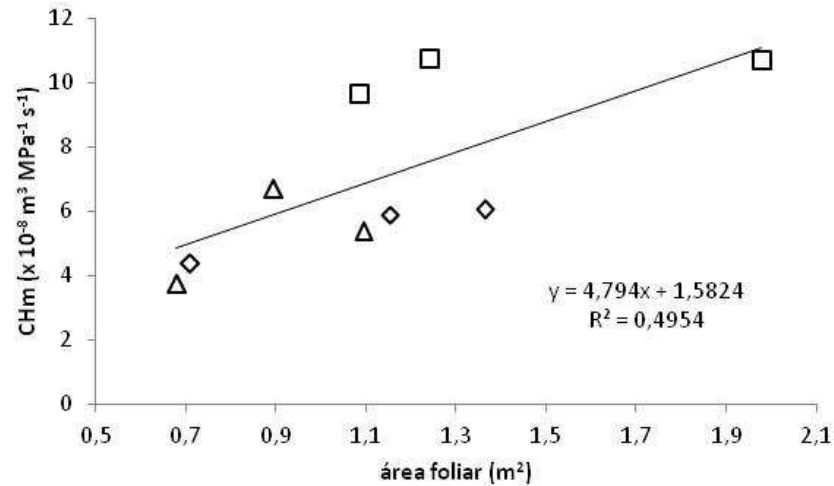


Figura 12. Relación entre el área foliar (m^2) de cada árbol y la CHm del ciclo de alta demanda evaporativa ($r^2 = 0,49$). Los cuadros corresponden a los árboles de RT, los rombos a RPA y los triángulos a RPF.

4.1.4 **Normalización de la conductancia hídrica en función del área foliar y conductividad hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego.**

Como había diferencias en área foliar entre árboles y como se encontraron diferencias notables en la longitud del sistema radicular dentro de cada maceta al terminar el experimento (Tabla 2), se normalizó la $\text{CH}_{\text{s-p}}$ y la CHm por área foliar (CH_{af} , CHm_{af}) y se calculó la conductividad hidráulica por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr} , CHm_{ulr}), los resultados se presentan en las Figuras 13 y 14. En la figura 13A se presenta la evolución de la CH_{af} durante el ciclo de alta demanda evaporativa. Las tendencias no son las mismas que en las figuras anteriores, ya que sólo se observaron diferencias significativas entre tratamientos el día 17 de agosto (Tabla 4). En la CHm_{af} las diferencias no fueron significativas ($P = 0,2$) entre los tres tratamientos de riego aplicados (Figura 13B).

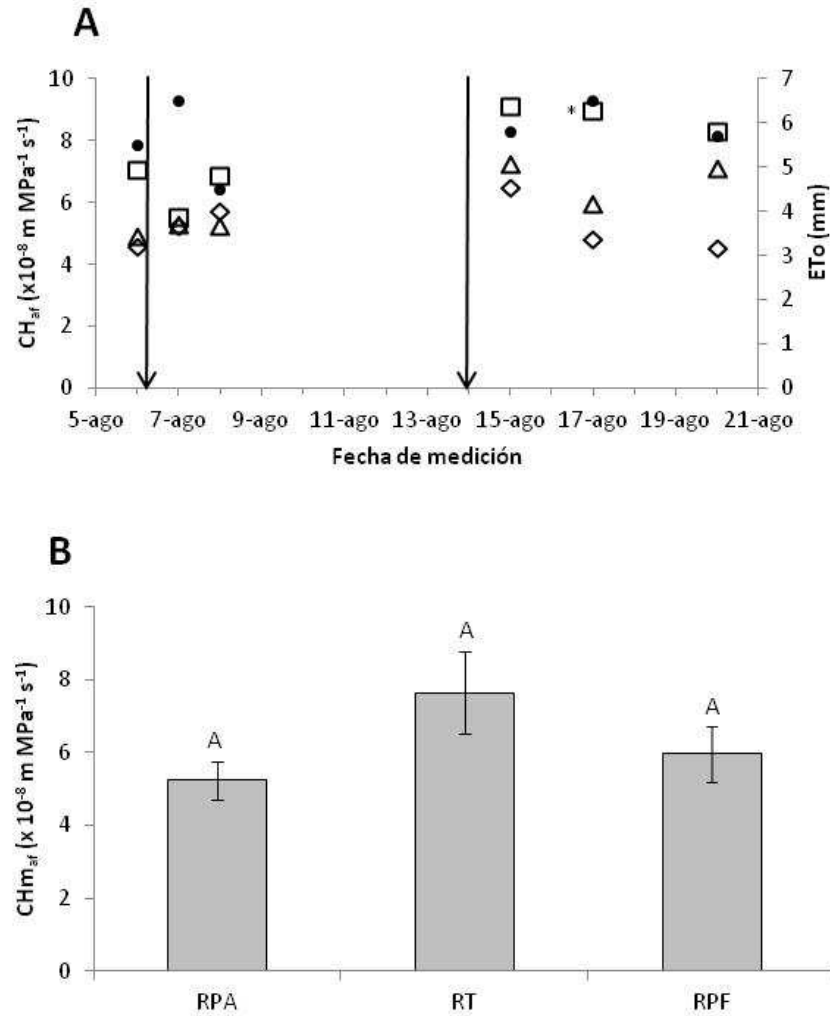


Figura 13. **A**, progresión de la conductancia hidráulica normalizada por área foliar (CH_{af}) durante el ciclo de alta demanda evaporativa para los tratamientos RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF (triángulos). ETo (círculos). Las líneas indican la fecha en que se alternó el riego entre las dos macetas del tratamiento RPA. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$). **B**, Conductancia hídrica media normalizada por área foliar (CHm_{af}) para el ciclo de alta demanda evaporativa ($P = 0,2$). Las barras representan el error estándar de la media.

En la figura 14A se presenta la evolución de la conductividad hidráulica por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr}) en el ciclo de alta demanda. Como en el caso de la CH_{af} , la tendencia también cambia respecto de lo observado en la figura 5, encontrándose diferencias significativas solamente los días 17 y 20 de agosto (tabla 4). En la figura 14B se presenta la conductancia hídrica media por unidad de longitud radicular bajo riego (CHm_{ulr}). Las diferencias entre tratamientos fueron significativas ($P = 0,041$) y la mayor CHm_{ulr} por unidad de longitud radicular corresponde a RPF.

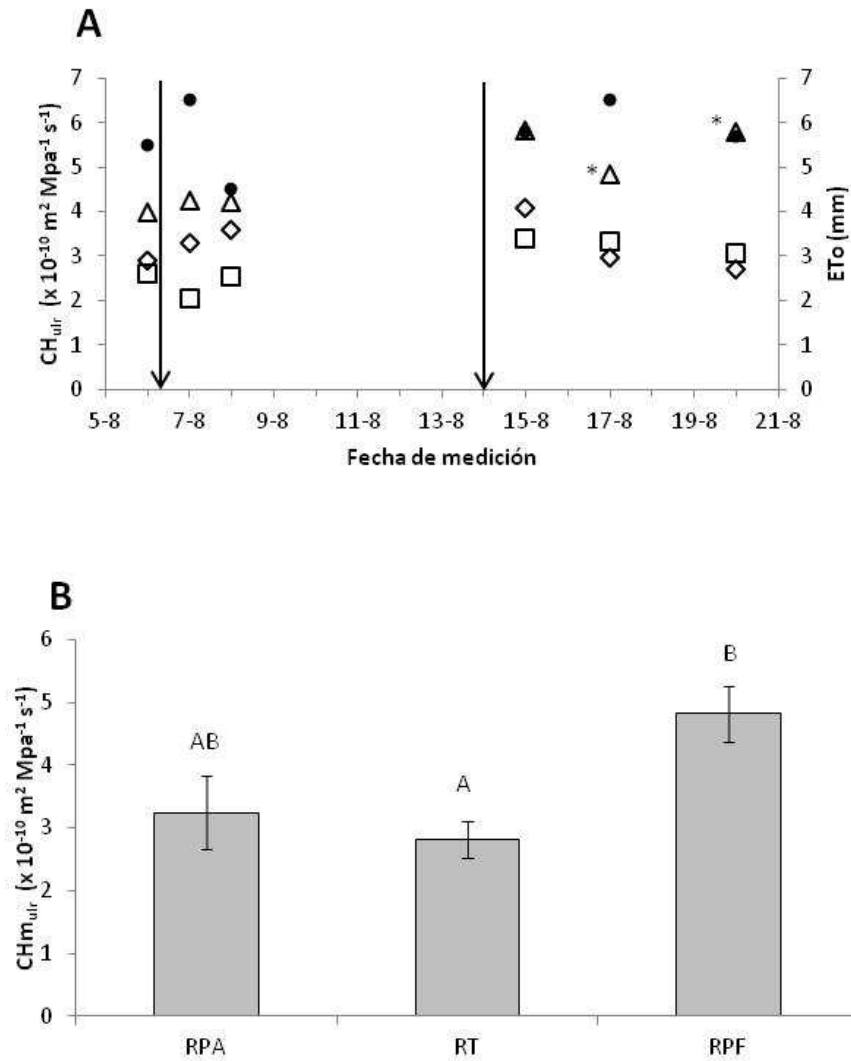


Figura 14. **A**, evolución de la conductancia hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr}) durante el ciclo de alta demanda evaporativa para los tratamientos RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF (triángulos). ET_o (círculos). **B**, Conductancia hídrica media por unidad de longitud radicular bajo riego (CHm_{ulr}). Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Tabla 4. Media de la conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) y conductancia hídrica por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de alta demanda evaporativa. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | CH_{af} ($\times 10^{-10} \text{m MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) | CH_{ulr} ($\times 10^{-10} \text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) |
|-------|-------------|--|--|
| 6/8 | RPA | 4,60 a | 2,89 a |
| | RT | 7,07 a | 2,61 a |
| | RPF | 4,93 a | 3,98 a |
| 7/8 | RPA | 5,27 a | 3,28 a |
| | RT | 5,47 a | 2,03 a |
| | RPF | 5,27 a | 4,25 a |
| 8/8 | RPA | 5,70 a | 3,58 a |
| | RT | 6,87 a | 2,53 a |
| | RPF | 5,30 a | 4,21 a |
| 15/8 | RPA | 6,50 a | 4,06 a |
| | RT | 9,13 a | 3,38 a |
| | RPF | 7,23 a | 5,83 a |
| 17/8 | RPA | 4,83 a | 2,95 a |
| | RT | 8,97 b | 3,31 ab |
| | RPF | 5,97 ab | 4,83 b |
| 20/8 | RPA | 4,5 a | 2,69 a |
| | RT | 8,3 a | 3,06 a |
| | RPF | 7,1 a | 5,79 b |

4.1.5 Resumen de resultados

El resumen de resultados de este epígrafe indica:

- Durante el ciclo de alta demanda evaporativa, se observaron diferencias significativas ($P = 0,0018$) de CH_m entre tratamientos. Respecto de RT, la CH_m cayó en RPA y RPF, un 47 y 49% respectivamente. No hubo diferencias significativas entre RPA y RPF.
- Se observó una relación lineal entre CH_m y la longitud radicular bajo riego ($r^2 = 0,79$; $P = 0,0014$) y entre la CH_m y el área foliar ($r^2 = 0,5$; $P = 0,03$).
- No se observaron diferencias significativas entre tratamientos cuando se normalizó la conductancia hídrica por área foliar (CH_{af}), mientras que las diferencias fueron significativas ($P = 0,041$) entre tratamientos cuando se calculó la conductividad hidráulica media por unidad de longitud radicular bajo riego ($CH_{m_{ulr}}$). Respecto de RPF, la $CH_{m_{ulr}}$ en RT fue un 40% menor. No se observaron diferencias significativas entre RPF y RPA y entre RPA y RT.

4.2 Respuesta de la conductancia hídrica al régimen de riego en baja demanda evaporativa

4.2.1 Potencial hídrico.

En la figura 15 se presenta la media del ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ para los tres tratamientos de riego aplicados. No hubo diferencias significativas entre tratamientos.

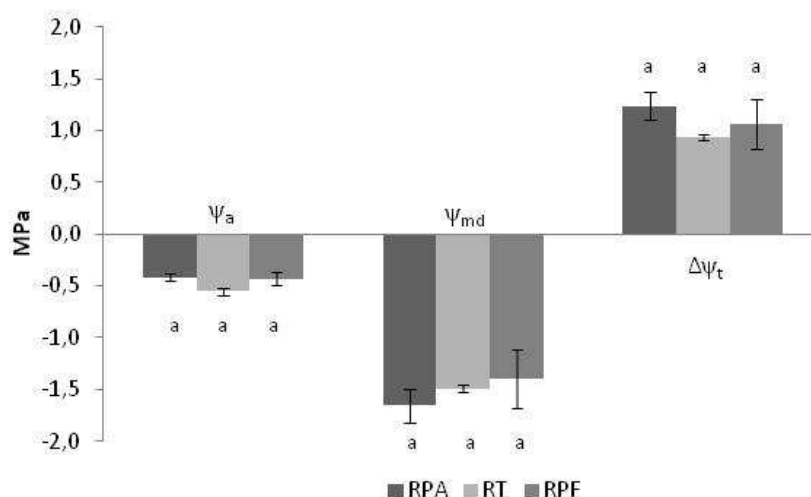


Figura 15. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ para los tratamientos de RPA (riego parcial alterno), RT (riego total) y RPF (riego parcial fijo) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

4.2.2 Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CH_m)

Al igual que ocurrió bajo alta demanda evaporativa, en las investigaciones en otoño, la mayor CH_{s-p} se observó en los árboles del tratamiento RT (figura 16). Las diferencias fueron significativas en la primera parte del ciclo (tabla 5). Los árboles del tratamiento RPA presentan la CH_{s-p} más baja durante el ciclo, con excepción del día 15/8, que tuvo la media más alta (tabla 4). En la figura 17 se presenta la CH_m para el ciclo de baja demanda, las diferencias entre tratamientos fueron significativas ($P = 0,0097$). Respecto de RT, la CH_m de RPA fue un 45 % menor, mientras que en RPF fue un 39 % menor. No hubo diferencias significativas de CH_m entre RPA y RPF.

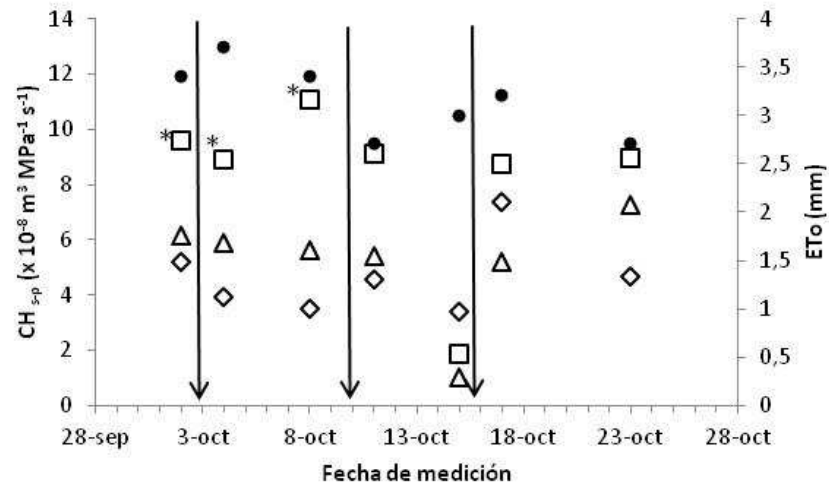


Figura 16. Evolución de la Conductancia hídrica (CH_{s-p}) en ciclo de baja demanda evaporativa para los tratamientos RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF (triángulos). ETo (círculos). Las líneas indican la fecha en que se alternó el riego entre las dos macetas del tratamiento RPA. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

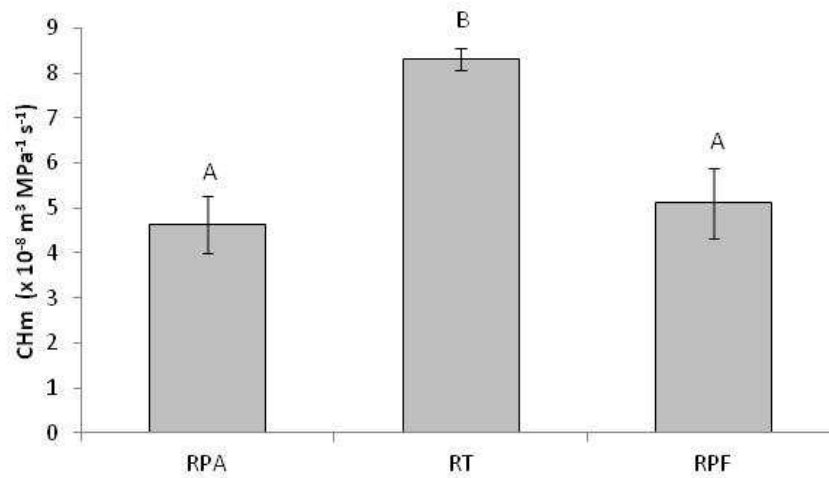


Figura 17. Conductancia hídrica media (CH_m) para el ciclo de baja demanda evaporativa. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Tabla 5. Media de la Conductancia hídrica (CH_{s-p}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de baja demanda evaporativa. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | CH_{s-p} |
|-------|-------------|------------|
| 2/10 | RPA | 5,19 a |
| | RT | 9,60 b |
| | RPF | 6,13 a |
| 4/10 | RPA | 3,90 a |
| | RT | 8,87 b |
| | RPF | 5,87 ab |
| 8/10 | RPA | 3,47 a |
| | RT | 11,07 b |
| | RPF | 5,60 a |
| 11/10 | RPA | 4,52 a |
| | RT | 9,10 a |
| | RPF | 5,40 a |
| 15/10 | RPA | 3,37 a |
| | RT | 1,87 a |
| | RPF | 1,00 a |
| 17/10 | RPA | 7,34 a |
| | RT | 8,73 a |
| | RPF | 5,20 a |
| 23/10 | RPA | 4,68 a |
| | RT | 8,97 a |
| | RPF | 7,27 a |

Al igual que en ciclo de alta demanda, la CH_{s-p} varió entre árboles de un mismo tratamiento. En la figura 18 se presenta la evolución de la CH_{s-p} por árbol para los tres tratamientos a lo largo del ciclo de baja demanda evaporativa. Los valores más altos de CH_{s-p} se observan en los árboles de RT. En este caso, los árboles de RPA muestran una evolución de la CH_{s-p} que responde con altibajos muy marcados a los cambios de riego.

En la figura 19 se presenta la evolución del gradiente de potencial de tronco ($\Delta\psi_t$) para los tres tratamientos en el ciclo de baja demanda evaporativa. Los valores más bajos corresponden a RT, aunque las diferencias entre tratamiento son menores que en el ciclo anterior. Como se observó en la figura 18, la respuesta de cada árbol se ve afectada por los cambios de riego en RPA, mientras que en RT y RPF los árboles responden de forma similar entre sí. En la figura 20 se presenta la evolución de los valores de transpiración durante el ciclo de baja demanda para cada tratamiento. Las mayores tasas de

transpiración se presentan en los árboles bajo RT respecto de RPA y RPF. Nuevamente se observa una cierta dispersión de los valores de T entre los árboles de RPA, atribuibles a la respuesta de los árboles a los cambios de riego y a las diferencias, como se observó anteriormente, en área foliar y longitud radicular.

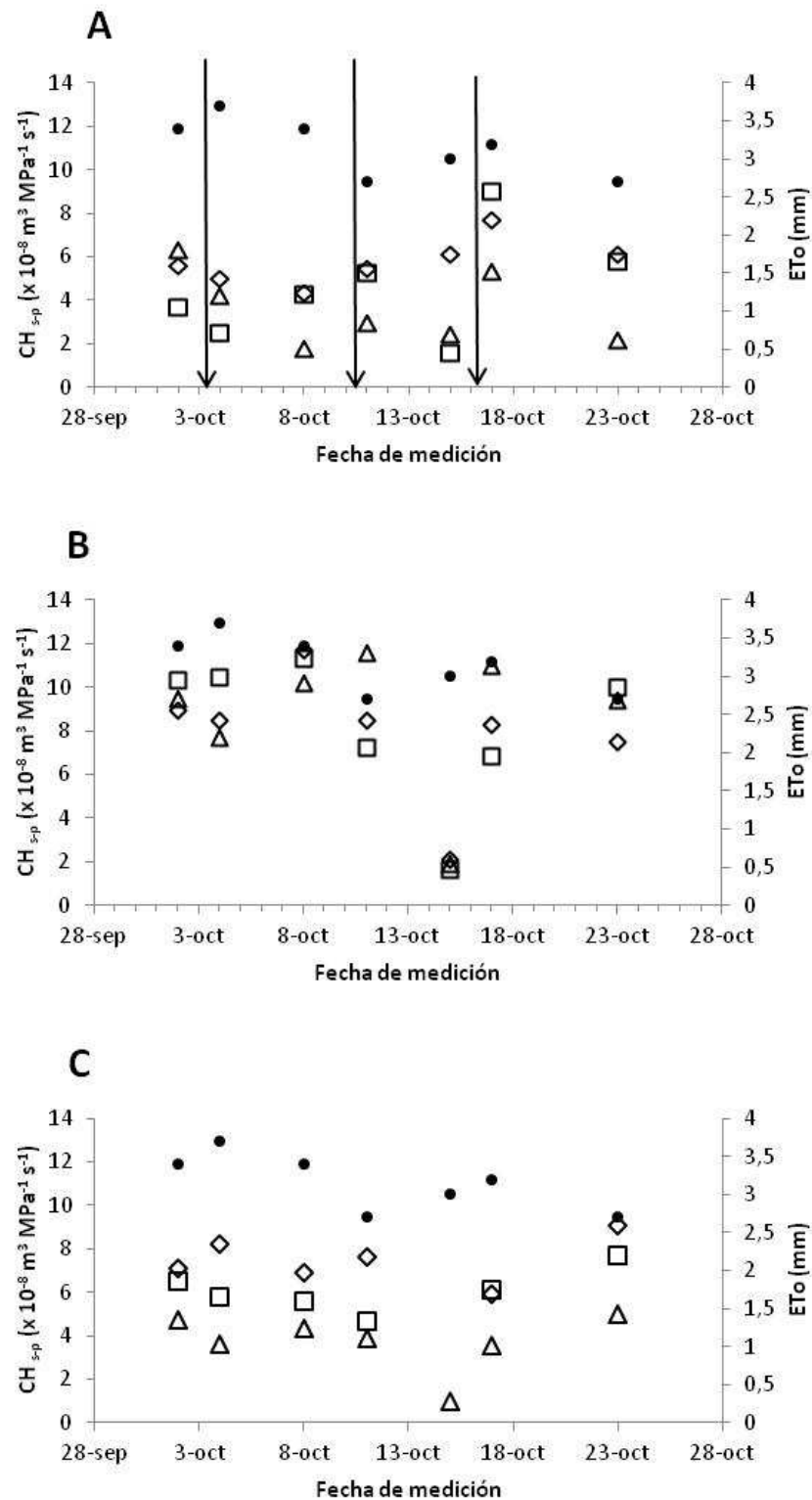


Figura 18. Evolución de la conductancia hídrica (CH_{sp}) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. **A:** RPA. Las líneas indican la fecha en que se alternó el riego entre las dos macetas del tratamiento RPA. **B:** RT y **C:** RPF. Corresponde para todos los tratamientos: árbol 1 (rombos), árbol 2 (cuadros), árbol 3 (triángulos). ET_0 (círculos).

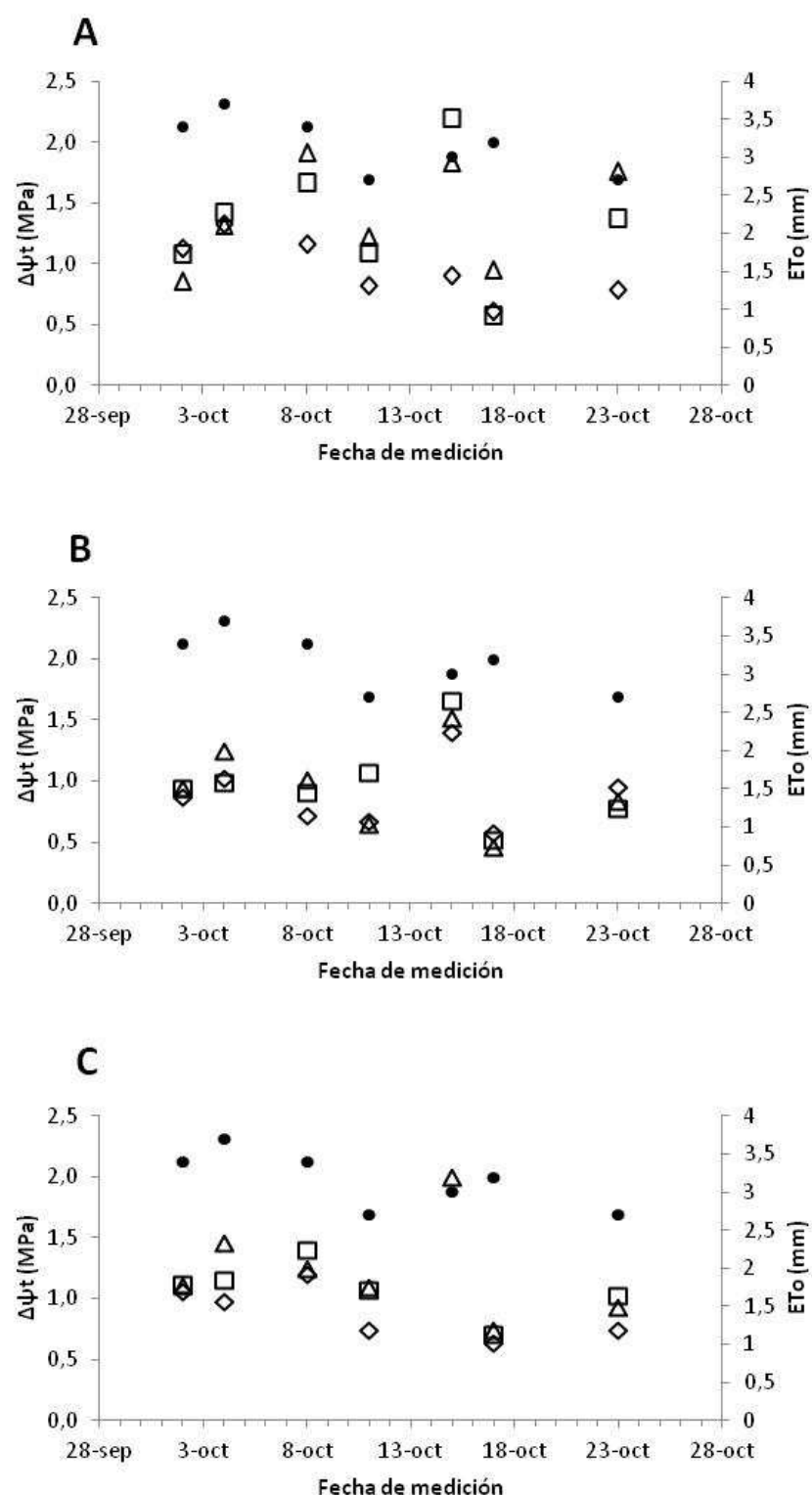


Figura 19. Evolución diaria del gradiente de potencial hídrico de tronco ($\Delta\psi_t$) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. **A:** RPA; **B:** RT; **C:** RPF. Corresponde para todos los tratamientos: árbol 1 (rombos), árbol 2 (cuadros), árbol 3 (triángulos). ET_o (círculos).

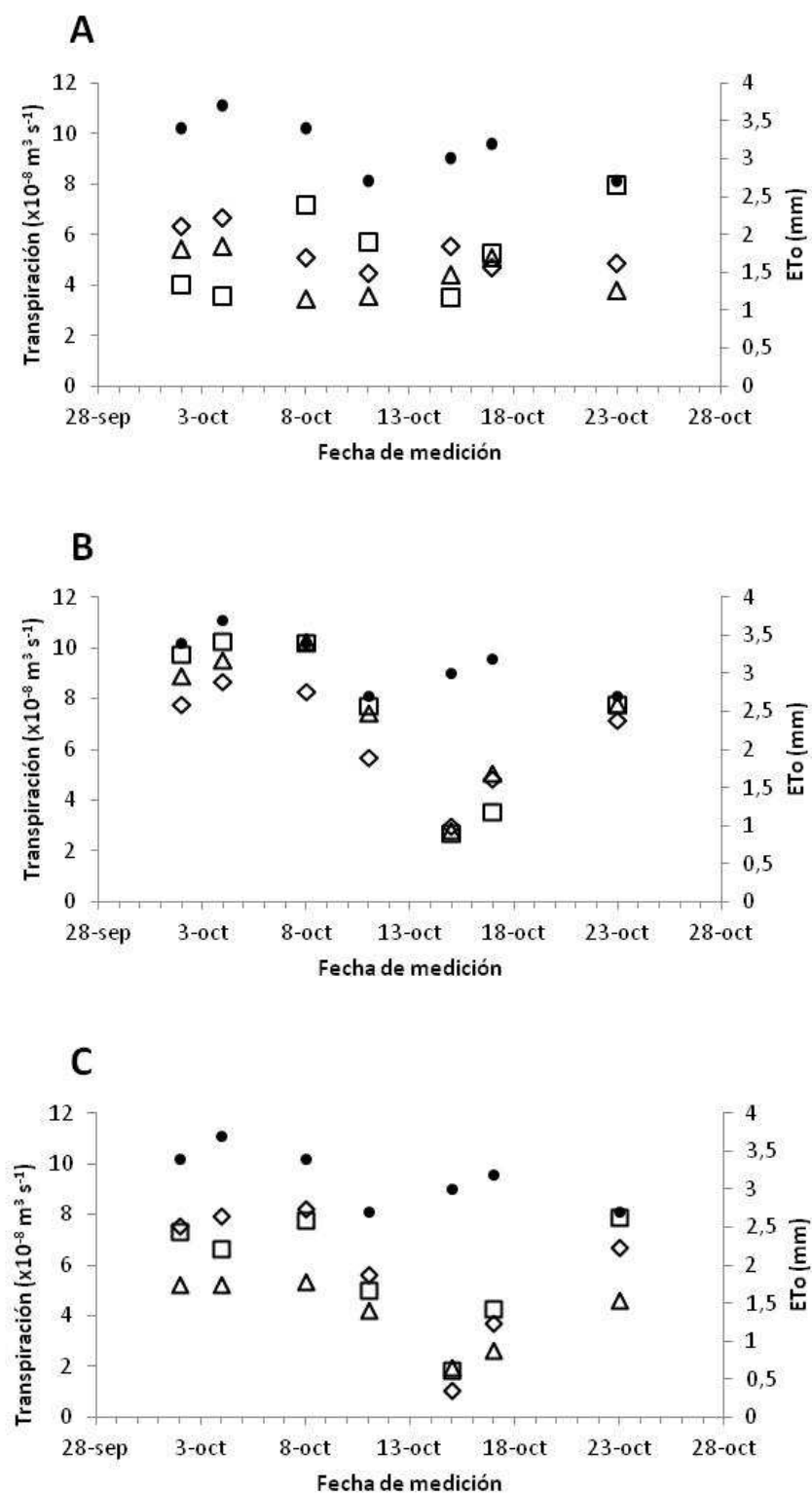


Figura 20. Evolución diaria de la transpiración (T) durante el ciclo de baja demanda evaporativa. **A:** RPA; **B:** RT; **C:** RPF. Corresponde para todos los tratamientos: árbol 1 (rombos), árbol 2 (cuadros), árbol 3 (triángulos). ETo (círculos).

4.2.3 Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol, el área foliar y la longitud del sistema radicular

En la figura 21A se presenta la relación entre la longitud total de raíces de cada árbol y la conductancia hídrica media (CHm) del ciclo de baja demanda. La correlación no fue significativa ($r^2 = 0,14$; $P = 0,3$), mientras que la correlación lineal sí fue significativa ($r^2 = 0,72$; $P = 0,0034$) y positiva entre la longitud radicular humedecida por árbol y su CHm durante el ciclo de baja demanda (figura 21B). En la tabla 3 se observan los valores de longitud radicular total y bajo riego de cada árbol. También se observó una relación lineal significativa ($r^2 = 0,5$; $P = 0,03$) y positiva entre el área foliar de cada árbol y su CHm para el ciclo de baja demanda (Figura 22).

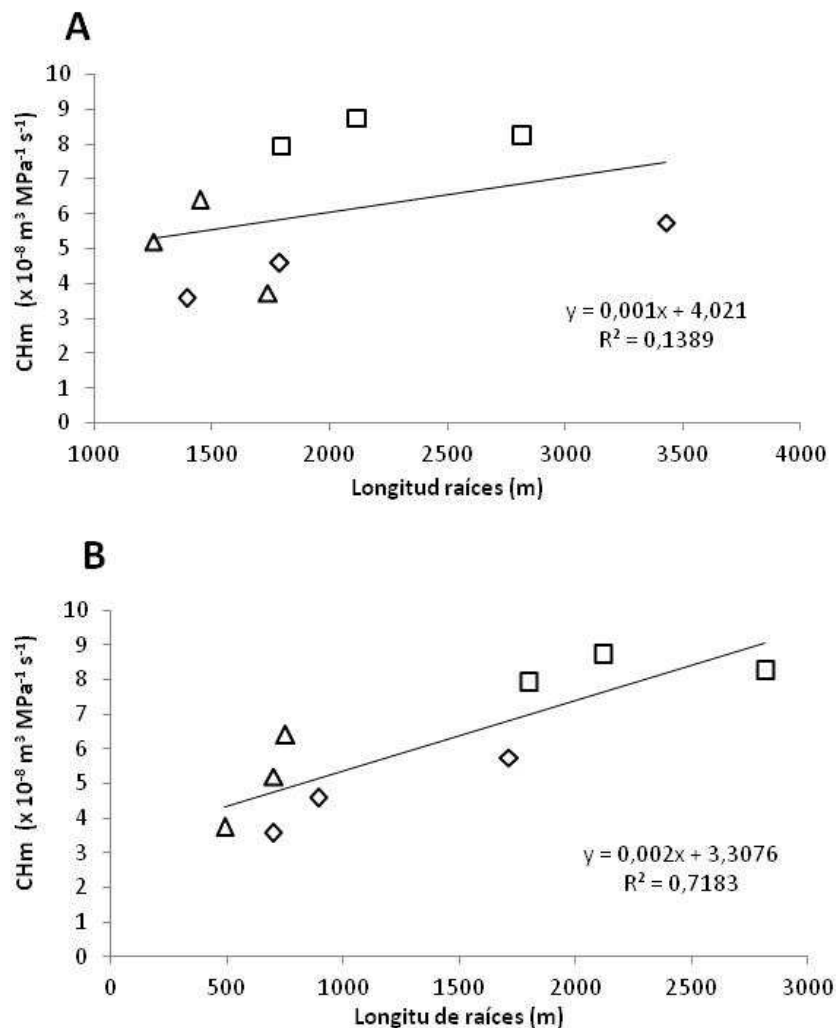


Figura 21. **A**, Relación entre longitud total de raíces por árbol y CHm durante el ciclo de baja demanda evaporativa. **B**, Relación entre la longitud de raíces bajo riego y la CHm de cada árbol durante el ciclo de baja demanda evaporativa. En ambas figuras los cuadros corresponden a RT, los rombos a RPA y triángulos a RPF.

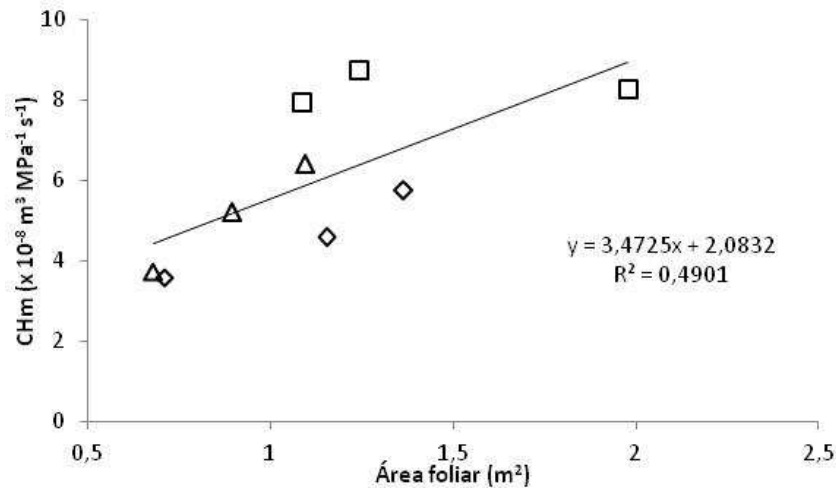


Figura 22. Relación entre el área foliar (m^2) de cada árbol y la CHm del ciclo de baja demanda ($r^2 = 0,49$). Los cuadros corresponden a RT, los rombos a RPA y los triángulos a RPF.

4.2.4 **Conductancia Hídrica (CH_{s-p}) y conductancia hídrica media (CHm) normalizada por área foliar y conductividad hídrica diaria y media por unidad de longitud radicular bajo riego.**

En la figura 23 se presenta la evolución de CH_{s-p} y la CHm normalizada por área foliar (CH_{af} , CHm_{af}). En este caso, la evolución diaria de la CH_{af} difiere de lo observado en las figuras 16 y 17, siendo que hay diferencias significativas los días 8 y 23 de octubre. Al igual que en el ciclo anterior, las diferencias en la CHm_{af} , no fueron significativas.

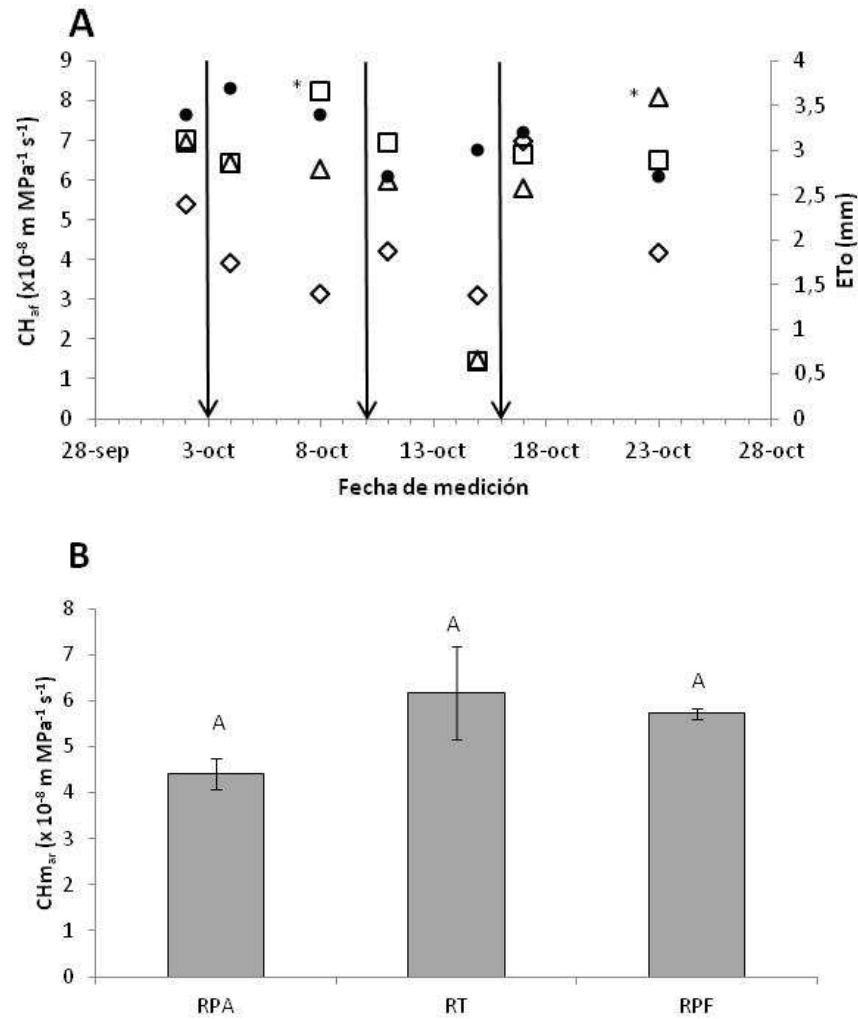


Figura 23. **A**, evolución diaria de la conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) durante el ciclo de baja demanda evaporativa para los tratamientos de RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF (triángulos). ETo (círculos). Las líneas indican la fecha en que se alternó el riego entre las dos macetas del tratamiento RPA. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$). **B**, Conductancia hídrica media (CHm_{af}) para el ciclo de baja demanda evaporativa. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

En la figura 24A se presenta la evolución diaria de la conductividad hidráulica por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr}). La tendencia es diferente de lo observado en la CH_{s-p} (figura 16) y en CH_{af} (figura 23A). Los valores más altos de CH_{ulr} corresponden a RPF. En la figura 24B se presenta la CHm_{ulr} . Las diferencias entre tratamientos fueron significativas ($P = 0,002$), los árboles de RPF presentaron la mayor CHm_{ulr} durante el ciclo de alta demanda.

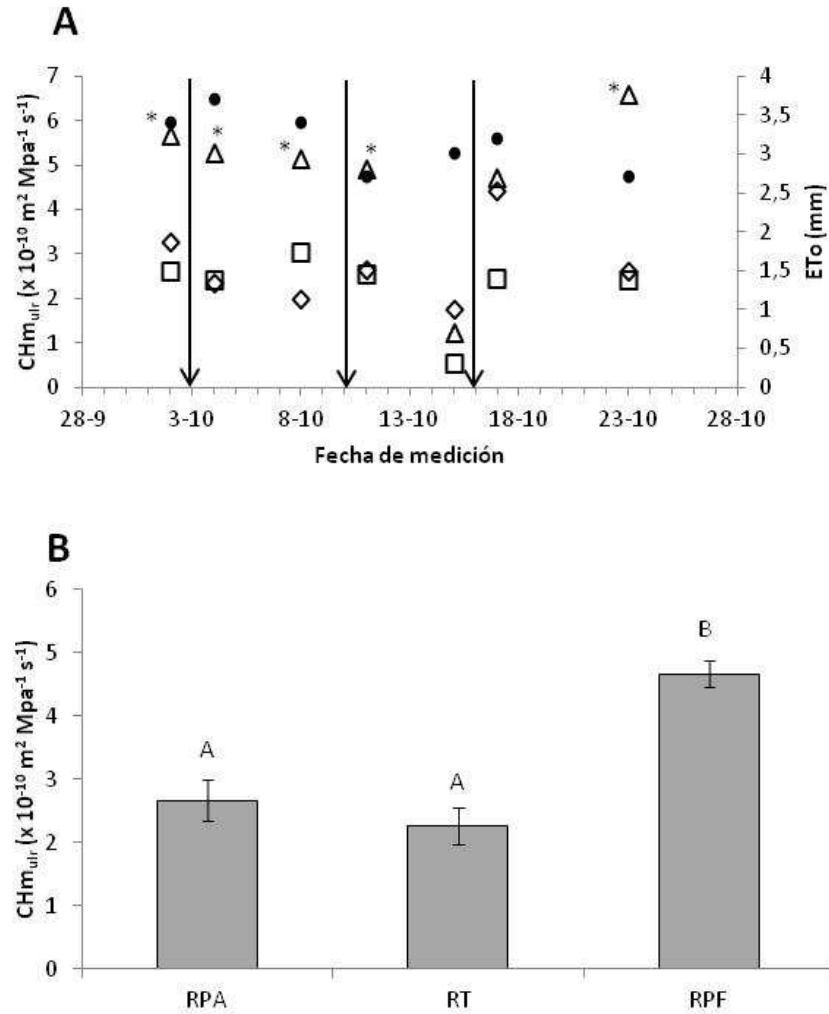


Figura 24. **A**, evolución diaria de la CH_{s-p} por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ult}) durante el ciclo de baja demanda evaporativa para los tratamientos RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF (triángulos). ETo (círculos). Las líneas indican la fecha en que se alternó el riego entre las dos macetas del tratamiento RPA. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$). **B**, Conductancia hídrica media por unidad de longitud radicular bajo riego (CHm_{ult}) para el ciclo de baja demanda evaporativa. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Tabla 6. Conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) y por unidad de longitud radicular bajo riego (CH_{ulr}) por fecha para cada tratamiento durante el ciclo de baja demanda evaporativa. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | CH_{af} (área foliar) ($\times 10^{-10} \text{m MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) | CH_{ulr} ($\times 10^{-10} \text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) |
|-------|-------------|--|--|
| 2/10 | RPA | 5,40 a | 3,25 ab |
| | RT | 7,00 a | 2,60 a |
| | RPF | 6,93 a | 5,65 b |
| 4/10 | RPA | 3,93 a | 2,32 a |
| | RT | 6,43 a | 2,39 a |
| | RPF | 6,43 a | 5,27 b |
| 8/10 | RPA | 3,13 a | 1,96 a |
| | RT | 8,23 b | 3,03 a |
| | RPF | 6,30 ab | 5,14 b |
| 11/10 | RPA | 4,20 a | 2,61 ab |
| | RT | 6,93 a | 2,53 a |
| | RPF | 5,97 a | 4,90 b |
| 15/10 | RPA | 3,10 a | 1,74 a |
| | RT | 1,40 a | 0,52 a |
| | RPF | 1,50 a | 1,21 a |
| 17/10 | RPA | 6,97 a | 4,39 a |
| | RT | 6,63 a | 2,42 a |
| | RPF | 5,80 a | 4,72 a |
| 23/10 | RPA | 4,17 a | 2,60 a |
| | RT | 6,47 ab | 2,41 a |
| | RPF | 8,07 b | 6,59 b |

4.2.5 Efectos del régimen de riego en la Conductancia estomática (g_s) y Asimilación de carbono (A)

Se realizaron mediciones de la conductancia estomática y la asimilación de carbono con el objeto de determinar si las diferencias observadas en CH_{s-p} por los distintos regímenes de riego afectan estos parámetros. En la figura 25 se presenta la evolución de la conductancia estomática (g_s) en el ciclo de baja demanda evaporativa medidos con SC-1 Leaf porometer para los tres tratamientos de riego aplicados. Hubo diferencias significativas entre tratamientos solamente el día 11 de octubre. En la figura 26 se observa la evolución de la asimilación de carbono (A) y la conductancia estomática (g_s) medidos con LCpro-SD para el periodo de baja demanda evaporativa. No se observaron diferencias significativas de A (figura 26A) y g_s (figura 26B) entre tratamientos.

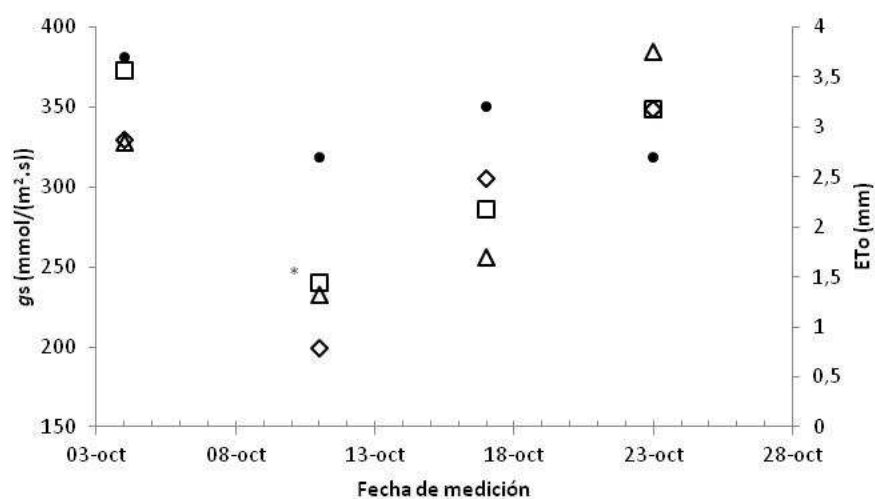


Figura 25. Conductancia estomática (g_s) durante el ciclo de baja demanda evaporativa en RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF. E_{To} (círculos). Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$). Las mediciones se realizaron con SC-1 Leaf porometer.

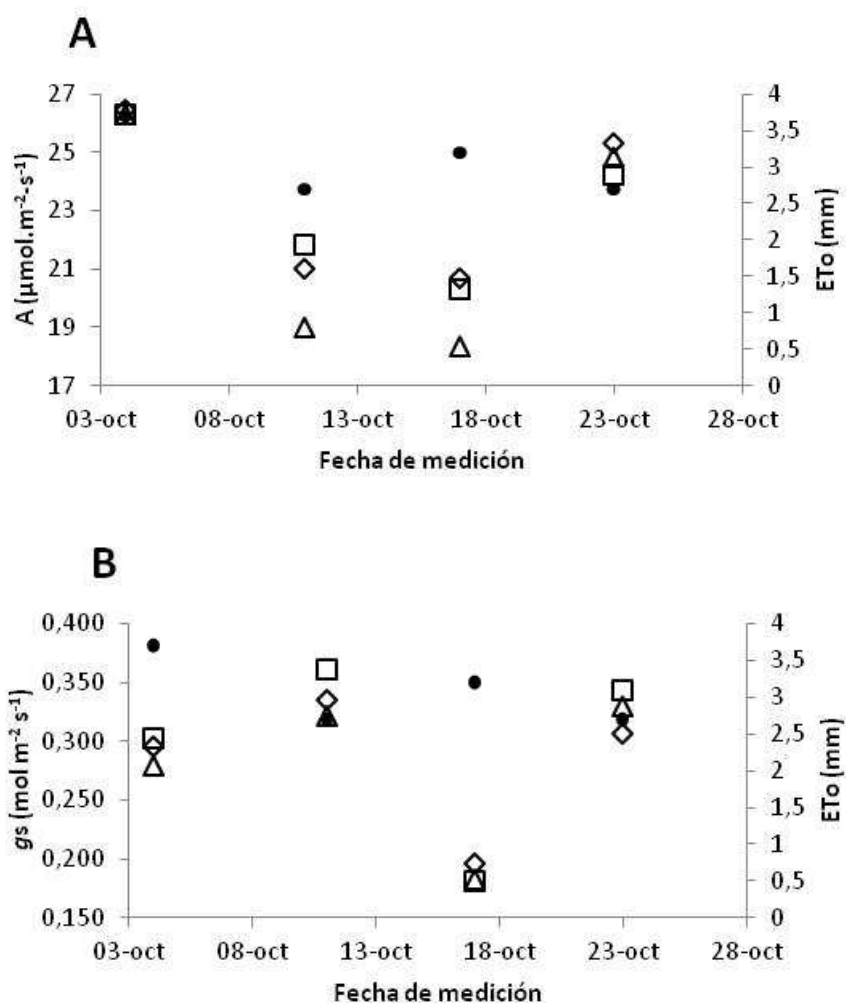


Figura 26. **A**, evolución de la asimilación de carbono (A) en el ciclo de baja demanda evaporativa para RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF (triángulos). ETo (círculos). **B**, conductancia estomática (gs) para RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF (triángulos). ETo (círculos). Mediciones realizadas con LCpro-SD.

4.2.6 Resumen de resultados

El resumen de resultados de este epígrafe indica:

- Durante el ciclo de baja demanda evaporativa se observó una respuesta similar de la $\text{CH}_{\text{s-p}}$ a lo observado en el ciclo de alta demanda. Respecto de RT, la $\text{CH}_{\text{s-p}}$ cayó significativamente ($P = 0,0097$) en RPA y RPF, un 45 y 39% respectivamente. No hubo diferencias significativas entre RPA y RPF.
- Se observó una relación lineal significativa entre CHm y la longitud radicular bajo riego ($r^2 = 0,72$; $P = 0,0034$) y entre la CHm y el área foliar ($r^2 = 0,5$; $P = 0,03$).

- No se observaron diferencias significativas entre tratamientos en la CH_{af} , mientras que las diferencias fueron significativas ($P = 0,002$) en la CH_{ulr} . Respecto de RPF, la CH_{ulr} fue un 51% menor en RT y un 43% menor en RPA.
- En las mediciones de g_s y A realizadas durante este ciclo, solamente se observaron diferencias significativas en g_s el día 11/10 en las medidas tomadas con SC-1 Leaf porometer.

4.3 Respuesta de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) al cambio de régimen de riego

4.3.1 Potencial hídrico

En la figura 27 se observa los valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ para los tres tratamientos de riego aplicados. No se observaron diferencias significativas entre tratamientos.

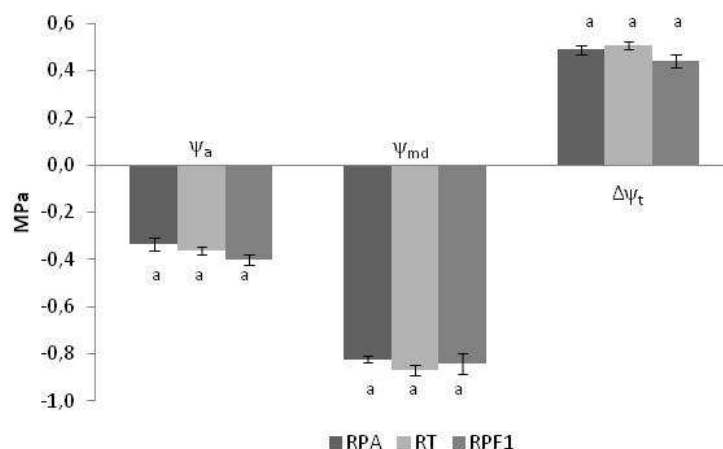


Figura 27. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ para los tratamientos de RPA (riego parcial alterno), RT (riego total) y RPF (riego parcial fijo) durante el ciclo de cambio de régimen de riego. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

4.3.2 Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CH_m)

En la figura 28A se presenta la evolución de la CH_{s-p} en ciclo de baja demanda dentro de invernadero. El día 5 de noviembre RPF comienza a

regarse como RT (en adelante RPF es RPF₁: riego parcial fijo recuperado). No se observaron diferencias significativas entre tratamientos. Los días 5 y 12 de noviembre se alterna el riego en RPA (figura 27A). En la figura 28B se presenta la CHm. No se observaron, consecuentemente, diferencias significativas entre tratamientos para el ciclo de baja demanda en invernadero.

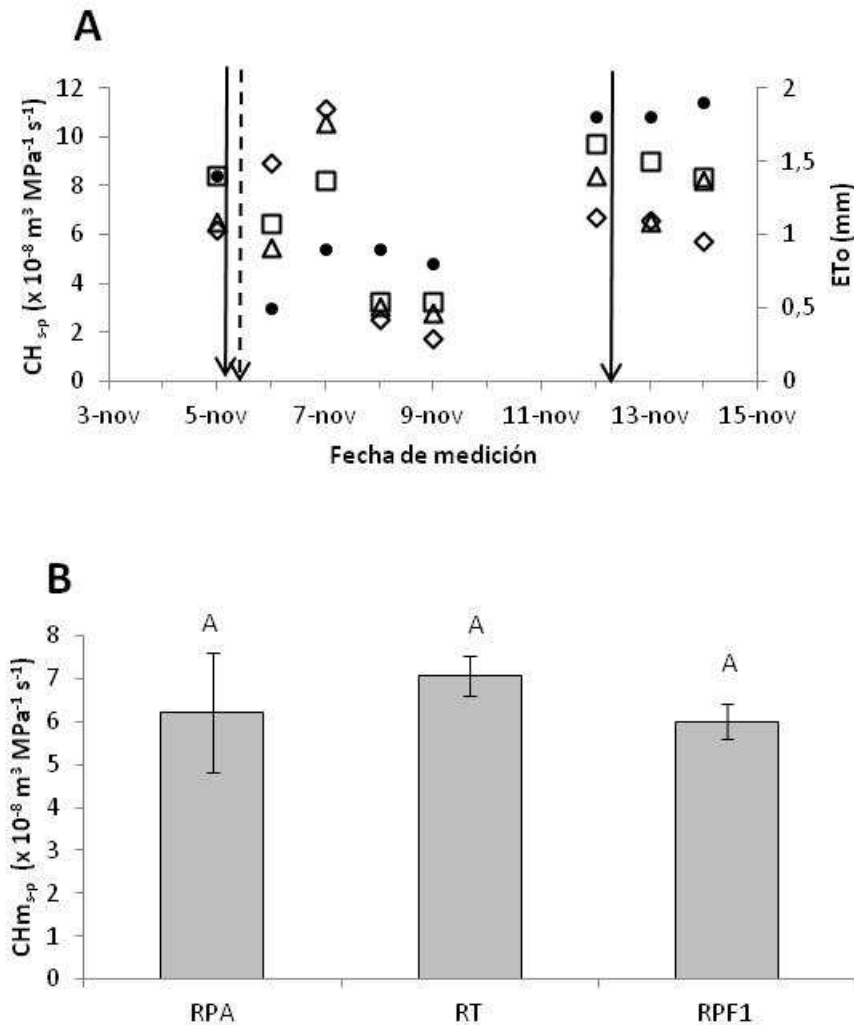


Figura 28. **A**, evolución de la CH_{s-p} en ciclo de cambio de régimen. RPA (rombos), RT (cuadros), RPF₁ (triángulos). ET_o (círculos). Las líneas continuas indican el momento en que se alterna el riego entre las dos macetas de RPA. La línea discontinua indica que RPF pasa a regarse como RT. **B**, Conductancia hídrica media (CHm) para el ciclo de cambio de régimen de riego. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

En la figura 29 se presenta la evolución diaria de CH_{s-p} por árbol para cada tratamiento. No se presenta el patrón disperso de RPA que se observó anteriormente en el ciclo de alta y baja demanda.

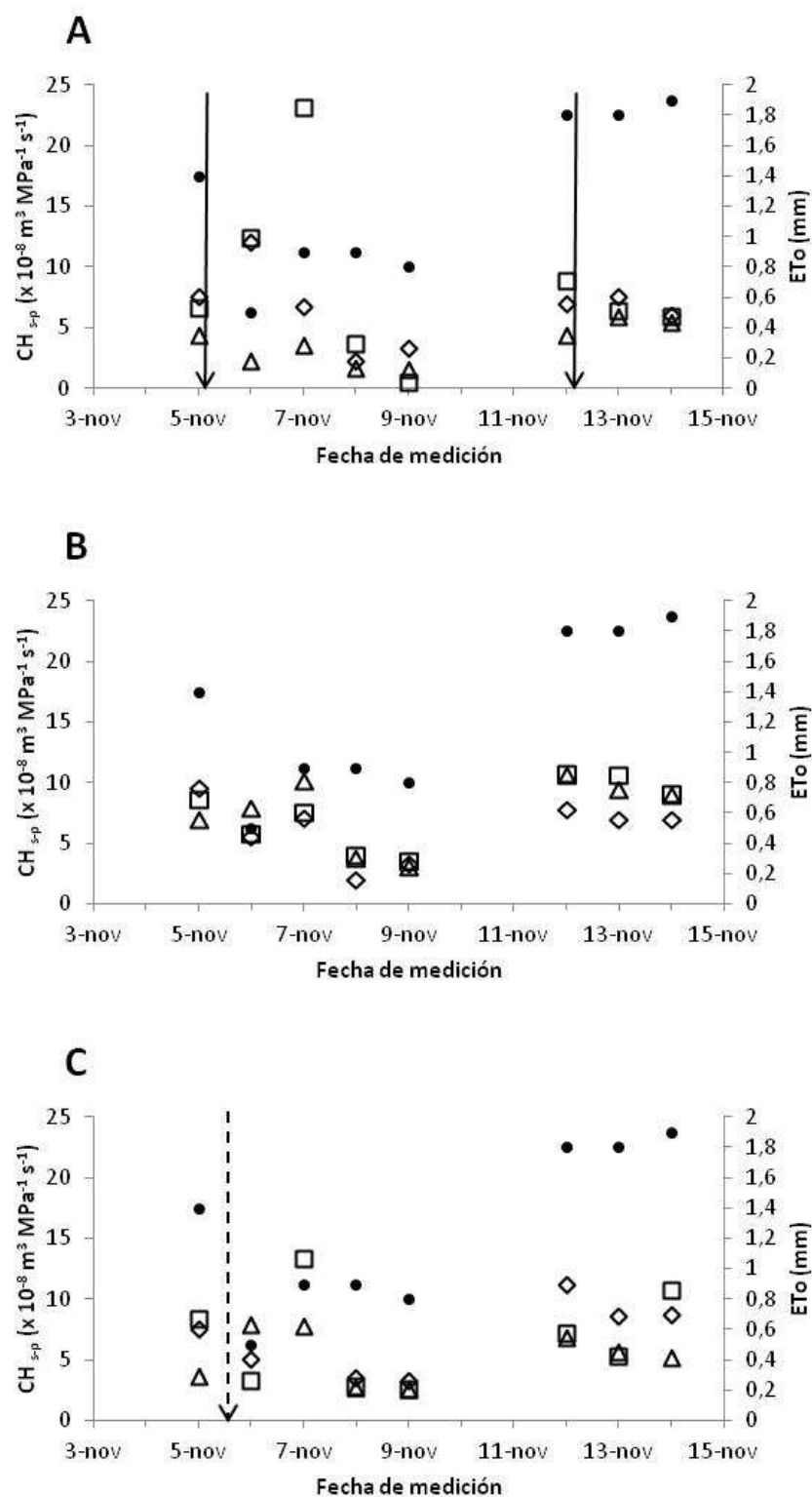


Figura 29. Evolución diaria de la CH_{sp} durante el ciclo de cambio de régimen de riego. **A:** RPA. Las líneas indican cambio de riego entre macetas. **B:** RT y **C:** RPF₁. La línea discontinua indica cambio del régimen de riego. Corresponde para todos los tratamientos árbol 1 (rombos), árbol 2 (cuadros), árbol 3 (triángulos). ET_0 (círculos).

4.3.3 Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol, el área foliar

En la figura 30 se presenta la relación entre las variables $CH_{m_{s-r}}$ y el área foliar para los tratamientos de riego aplicados. La correlación no fue significativa ($P = 0,07$).

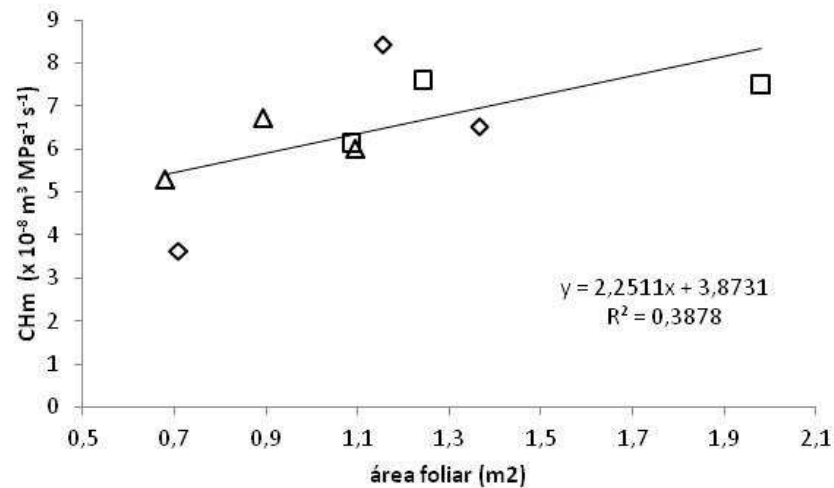


Figura 30. Correlación entre el área foliar (m^2) y la CH_m para los tratamientos de RPA: riego parcial alterno (rombos), RT: riego total (cuadros) y RPF_1 : riego parcial fijo recuperado.

4.3.4 Conductancia hídrica (CH_{s-p}) y conductancia hídrica media (CH_m) normalizada por área foliar.

En la figura 31A se presenta la evolución diaria de la CH_{s-p} normalizada por área foliar (CH_{af}). No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos. En consecuencia, tampoco hubo diferencias en la $CH_{m_{af}}$ para el ciclo de baja demanda en invernadero (figura 31B).

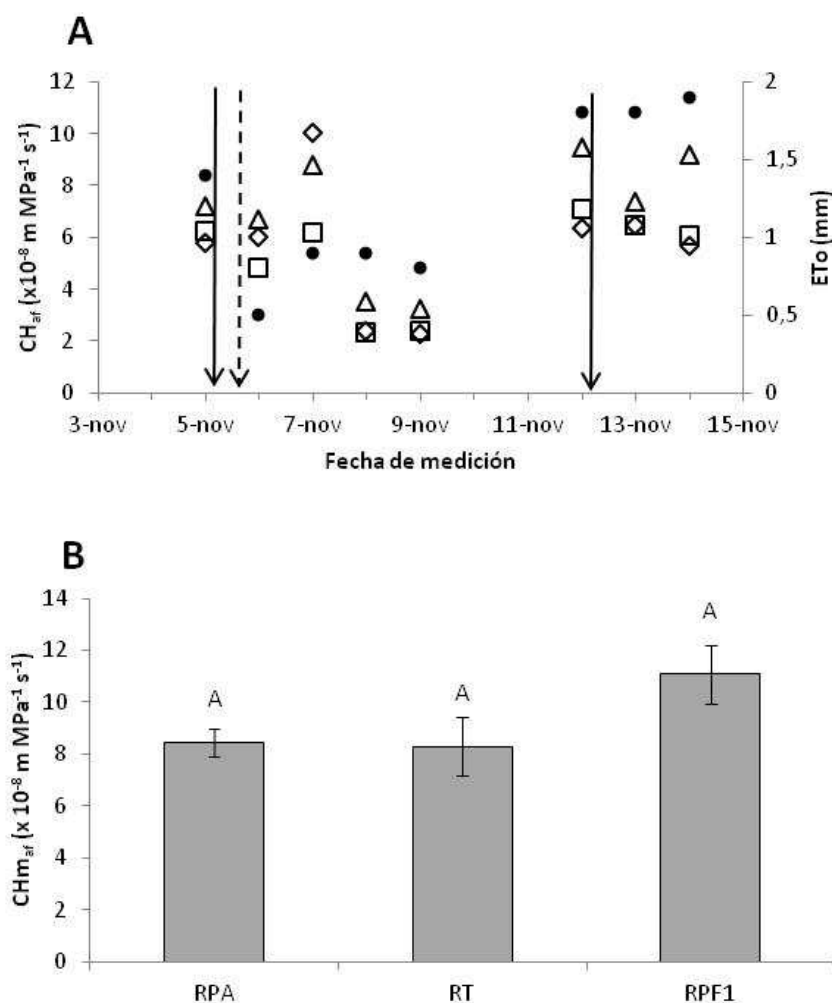


Figura 31. **A**, Conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) para el ciclo de cambio de régimen de riego para RPA (rombos), RT (cuadros) y RPF₁ (triángulos). ET_o (círculos). La línea continua indica las fechas en que se alterna el riego entre las dos macetas de RPA. La línea discontinua indica el cambio de régimen de riego en RPF. **B**, Conductancia hídrica media (CHm_{af}) para el ciclo de cambio de régimen de riego. Las barras indican el error estándar de la media. Letras diferentes indican diferencias significativas (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

4.3.5 Conductancia estomática (g_s) y asimilación de carbono (A)

No se observaron diferencias significativas en la conductancia estomática (g_s) entre tratamientos en ninguno de los días del ciclo (figura 32). Para el periodo considerado (5 al 14 de noviembre) se midió asimilación el día 7 de noviembre y no se observaron diferencias significativas (datos no mostrados).

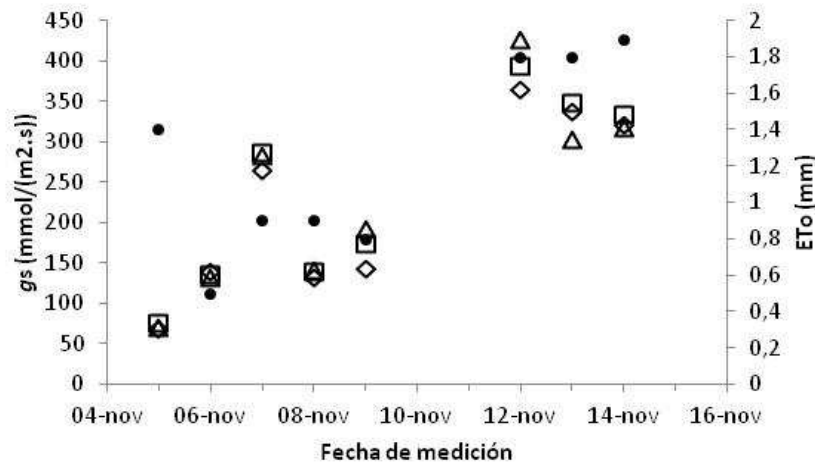


Figura 32. Evolución de la conductancia estomática (g_s) en el ciclo de cambio de régimen de riego para los tratamientos de RPA: riego parcial alterno (rombos), RT: riego total (cuadros), RPF₁: riego parcial fijo recuperado (triángulos). ETo: evapotranspiración de referencia (círculos). Mediciones realizadas con SC-1 Leaf porometer.

4.3.6 Resumen de resultados

El resumen de resultados de este epígrafe indica:

- Durante el ciclo de baja demanda evaporativa en invernadero, no se observaron diferencias significativas de CH_{s-p} media entre tratamientos.
- Al contrario de lo observado en ciclos anteriores, no se observó una relación lineal entre CH_m y el área foliar.
- No se observaron diferencias significativas entre tratamientos en CH_{af} y $CH_{m_{af}}$.
- Asimismo, no se observaron diferencias significativas entre tratamientos en los parámetros de g_s y A .

4.4 Evolución de la conductancia hídrica del olivo en un ciclo de desecado

4.4.1 Evolución del potencial hídrico

En la figura 33 se presenta la media del potencial hídrico de tronco pre-amanecer (ψ_a) mediodía (ψ_{md}) y del gradiente de potencial hídrico de tronco ($\Delta\psi_t$) para los tratamientos SR, RT y RP. No hubo diferencias significativas entre tratamientos en ψ_a mientras que las diferencias fueron significativas en ψ_{md} y $\Delta\psi_t$.

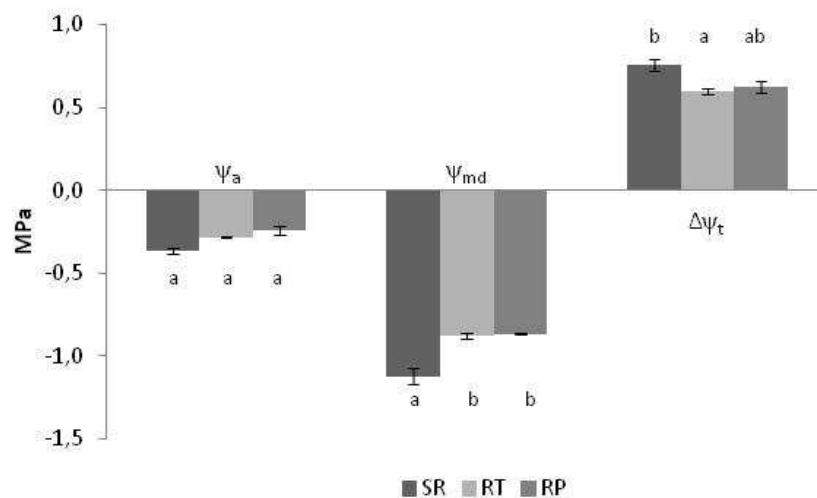


Figura 33. Valores medios de ψ_a , ψ_{md} y $\Delta\psi_t$ para los tratamientos de SR (sin riego), RT (riego total) y RP (riego parcial) durante el ciclo de desecado. Las barras representan el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

4.4.2 Evolución de la conductancia hídrica (CH_{s-p}) y la conductancia hídrica media (CH_m)

Para determinar el efecto del estrés hídrico sobre la CH_{s-p} se realiza dentro del ensayo un ciclo de desecado, en el cual se aplicaron tres tratamientos, SR (sin riego), RT (riego total) y RP (riego parcial). En la figura 34A se presenta la evolución de la CH_{s-p} en un ciclo de desecado para los tratamientos SR (sin riego), RT (riego total) y RP (riego parcial). Se observaron diferencias significativas entre tratamientos (tabla 7). En la figura 34 B se presenta la CH_m para el ciclo de desecado. También hubo diferencias significativas entre tratamientos ($P = 0,015$).

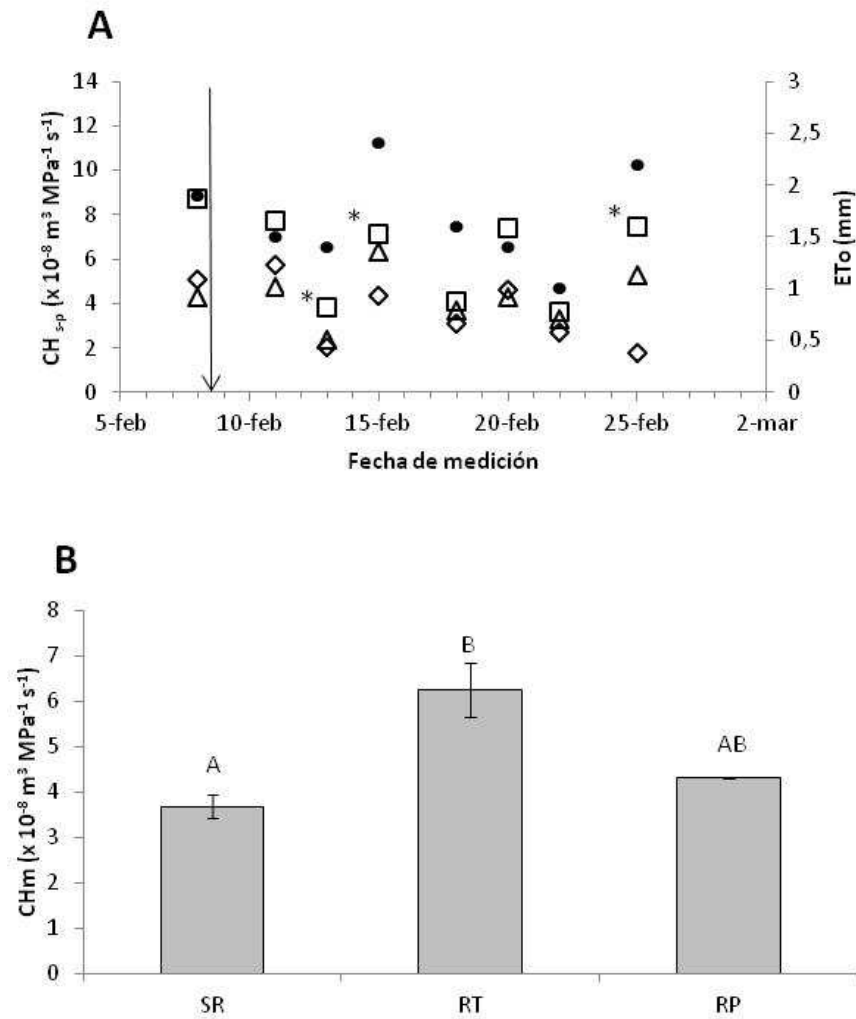


Figura 34. **A**, evolución de la CH_{sp} durante el ciclo de desecado para los tratamientos SR (rombos), RT (cuadros) y RP (triángulos). ET_o (círculos). La línea indica el momento en que comienza el ciclo de desecado. Los asteriscos indican diferencias significativas (test de Tukey, $P \leq 0,05$). **B**, Conductancia hídrica media (CH_m). Las barras indican el error estándar de la media. Letras diferentes indican diferencias significativas (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Tabla 7. Valores de CH_{s-p} obtenidos durante el ciclo de desecación para los tratamientos SR, RT y RP. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | CH_{s-p} ($\times 10^{-8} \text{ m}^3 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) |
|-------|-------------|--|
| 8/2 | SR | 5,11 a |
| | RT | 8,70 a |
| | RP | 4,30 a |
| 11/2 | SR | 5,72 a |
| | RT | 7,70 a |
| | RP | 4,80 a |
| 13/2 | SR | 2,02 a |
| | RT | 3,93 b |
| | RP | 2,40 ab |
| 15/2 | SR | 4,35 a |
| | RT | 7,13 b |
| | RP | 6,35 b |
| 18/2 | SR | 3,12 a |
| | RT | 4,10 a |
| | RP | 3,65 a |
| 20/2 | SR | 4,62 a |
| | RT | 7,37 a |
| | RP | 4,30 a |
| 22/2 | SR | 2,70 a |
| | RT | 3,63 a |
| | RP | 3,30 a |
| 25/2 | SR | 1,80 a |
| | RT | 7,47 c |
| | RP | 5,30 b |

4.4.3 Relaciones entre la conductancia hídrica del árbol y el área foliar

En la figura 35 se presenta la relación entre la CH_m y el área foliar por árbol en el ciclo de desecado. La correlación fue significativa ($P = 0,03$) y positiva entre dichas variables.

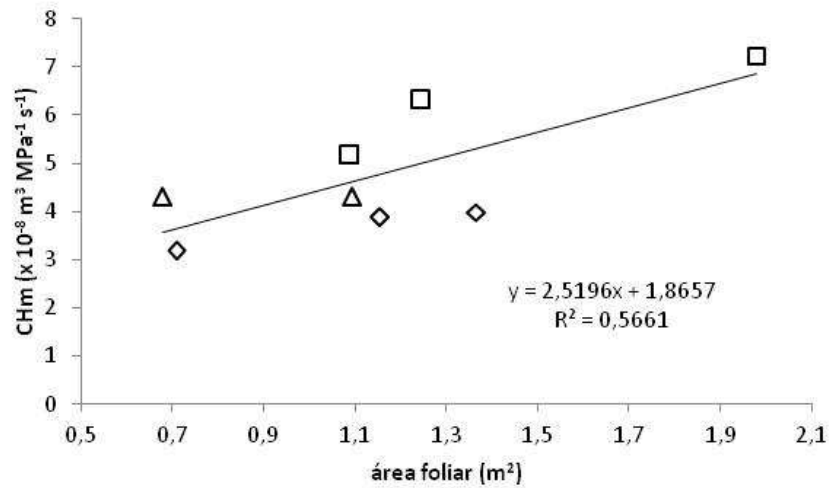


Figura 35. Relación entre el área foliar (m²) de cada árbol y la CHm del ciclo de desecado ($r^2 = 0,56$). Los cuadros corresponden a los árboles de RT, los rombos a SR y RP.

4.4.4 **Conductancia hídrica (CH_{s-p}) y conductancia hídrica media (CHm) normalizada por área foliar.**

En la figura 36A se presenta la evolución de la conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}). Sólo el día 25 de febrero las diferencias fueron significativas (tabla 8). En la figura 36B se presenta la CHm_{af} para el ciclo de desecado. No hubo diferencias significativas.

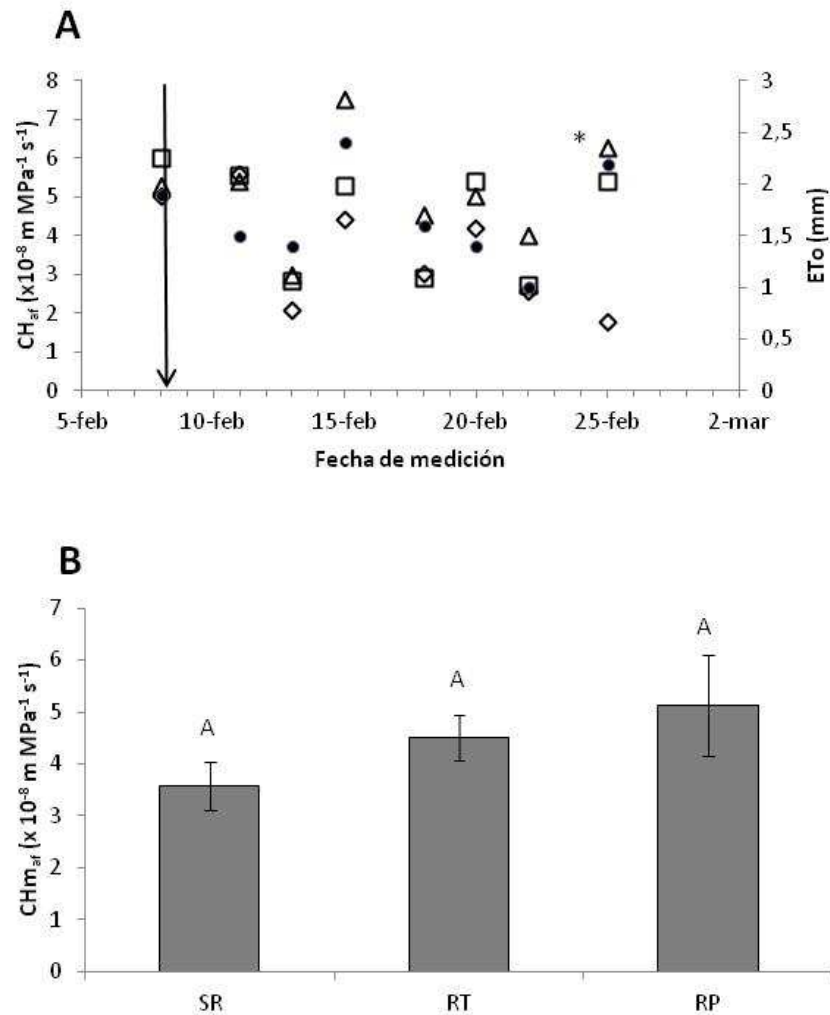


Figura 36. **A**, evolución de la conductancia hídrica normalizada por área foliar (CH_{af}) en el ciclo de desecado para los tratamientos SR (rombos), RT (cuadros) y RP (triángulos). ET_o (círculos). La línea indica el comienzo del ciclo de desecado. Los asteriscos indican diferencias significativas (test de Tukey, $P \leq 0,05$). **B**, conductancia hídrica media (CHm_{af}) normalizada por área foliar. Las barras indican el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Tabla 8. Valores de conductancia hídrica (CH_{af}) donde hubo diferencias significativas en ciclo de desecado para los tratamientos SR, RT y RP. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | CH_{af} |
|-------|-------------|-----------|
| 25/2 | SR | 1,80 a |
| | RT | 5,40 b |
| | RP | 6,25 b |

4.4.5 Conductancia estomática (g_s) y asimilación de carbono (A)

En la figura 37 se presenta la evolución de la conductancia estomática (g_s) durante el ciclo de desecado. Se observaron diferencias significativas entre tratamientos (tabla 9). Al final del ciclo la conductancia más baja se observó en los árboles del tratamiento SR.

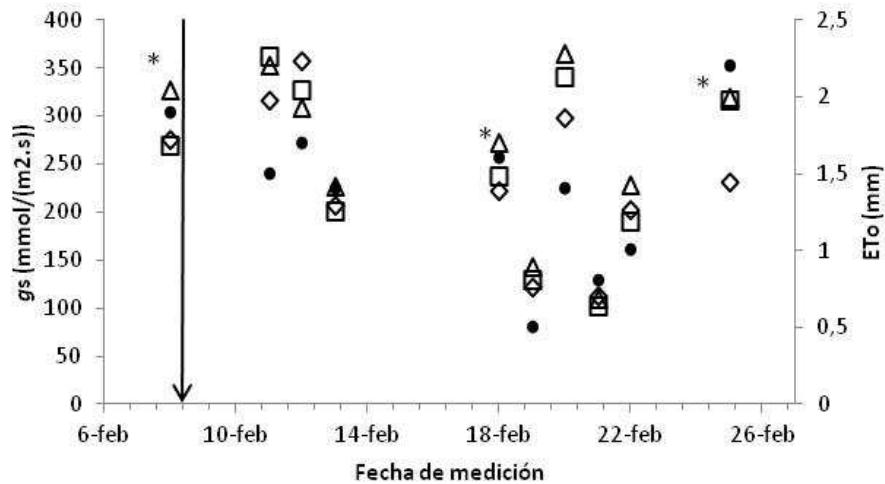


Figura 37. Evolución de la conductancia estomática (g_s) en el ciclo de desecado para los tratamientos SR (rombos), RT (cuadros) y RP (triángulos). ET_o (círculos). La línea indica el comienzo del ciclo de desecado. Los asteriscos indican diferencias significativas (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Tabla 9. Tabla 9. Valores de conductancia estomática (g_s) para los tratamientos de SR, RT y RP. Mediciones realizadas con **SC-1 Leaf porometer**. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | $g_s \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ |
|-------|-------------|---|
| 8/2 | SR | 274,16 a |
| | RT | 268,88 a |
| | RP | 336,93 b |
| 11/2 | SR | 315,21 a |
| | RT | 360,82 a |
| | RP | 365,08 a |
| 12/2 | SR | 356,59 a |
| | RT | 326,83 a |
| | RP | 316,55 a |
| 13/2 | SR | 206,52 a |
| | RT | 200,44 a |
| | RP | 237,03 a |
| 18/2 | SR | 221,16 a |
| | RT | 236,28 a |
| | RP | 294,02 b |
| 19/2 | SR | 120,69 a |
| | RT | 128,95 a |
| | RP | 147,91 a |
| 20/2 | SR | 297,98 a |
| | RT | 339,43 a |
| | RP | 381,48 a |
| 21/2 | SR | 111,94 a |
| | RT | 101,92 a |
| | RP | 119,57 a |
| 22/2 | SR | 201,27 a |
| | RT | 188,83 a |
| | RP | 233,25 a |
| 25/2 | SR | 231,14 a |
| | RT | 315,78 b |
| | RP | 351,88 b |

En la figura 38A se presenta la evolución de la asimilación de carbono (A) durante el ciclo de desecación. Se observaron diferencias significativas solo al final del ciclo, el día 25 de febrero (tabla 10). En la conductancia estomática (g_s) se observaron diferencias significativas los días 13, 22 y 25 de febrero (figura 38B).

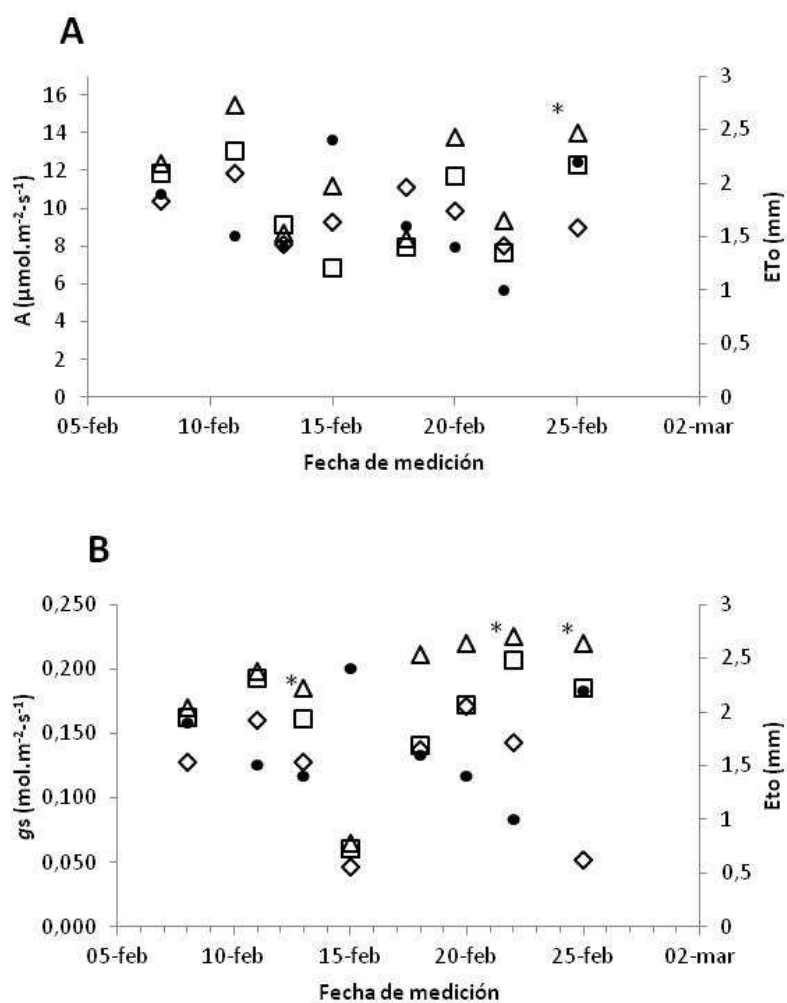


Figura 38. **A**, evolución de la asimilación de carbono (A) en el ciclo de desecado para los tratamientos SR (rombos), RT (cuadros) y RP (triángulos). E_{To} (círculos). **B** conductancia estomática (g_s) en el ciclo de desecado. para los tratamientos SR (rombos), RT (cuadros) y RP (triángulos). E_{To} (círculos).

Tabla 10. Asimilación de carbono (A) y conductancia estomática (g_s) medida con **LCpro-SD**. Letras distintas indican diferencias significativas (test Tukey, $P \leq 0,05$).

| Fecha | Tratamiento | A ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | g_s ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) |
|-------|-------------|---|--|
| 8/2 | SR | 10,37 a | 0,13 a |
| | RT | 11,83 a | 0,16 a |
| | RP | 12,38 a | 0,17 a |
| 11/2 | SR | 11,88 a | 0,16 a |
| | RT | 13,06 a | 0,19 a |
| | RP | 15,46 a | 0,20 a |
| 13/2 | SR | 8,12 a | 0,13 a |
| | RT | 9,15 a | 0,16 ab |
| | RP | 8,71 a | 0,19 b |
| 15/2 | SR | 9,29 a | 0,05 a |
| | RT | 6,82 a | 0,06 a |
| | RP | 11,20 a | 0,07 a |
| 18/2 | SR | 11,11 a | 0,14 a |
| | RT | 7,94 a | 0,14 a |
| | RP | 8,40 a | 0,21 a |
| 20/2 | SR | 9,90 a | 0,17 a |
| | RT | 11,69 a | 0,17 a |
| | RP | 13,78 a | 0,22 a |
| 22/2 | SR | 8,04 a | 0,14 a |
| | RT | 7,68 a | 0,21 ab |
| | RP | 9,38 a | 0,23 b |
| 25/2 | SR | 9,01 a | 0,05 a |
| | RT | 12,28 b | 0,18 b |
| | RP | 13,97 b | 0,22 b |

4.4.6 Resumen de resultados

El resumen de resultados de este epígrafe indica:

- Durante el ciclo de desecado, se observaron diferencias significativas ($P = 0,015$) de CHm entre tratamientos. Respecto de RT, la CHm cayó en SR un 40%. No hubo diferencias significativas entre RT y RP y entre SR y RP.
- Se observó una relación lineal significativa y positiva entre CHm y el área foliar de los árboles ($r^2 = 0,56$; $P = 0,03$).
- No se observaron diferencias significativas entre tratamientos de la CHm_{af}.
- Se observaron diferencias significativas de g_s entre tratamientos que variaron según el equipo con que se midió. Con SC-1 Leaf porometer se observaron diferencias significativas los días 8, 14, 18 y 25 de febrero, mientras que con LCpro-SD se observaron diferencias los días 13, 22 y

25 de febrero. En ambos casos, los valores más bajo siempre correspondieron a SR.

- En asimilación (*A*) se observaron diferencias significativas solamente el 25 de febrero, donde la asimilación medida en SR fue significativamente menor que en RT y RP.

5 DISCUSIÓN

La finalidad del presente trabajo fue determinar si sometiendo árboles de olivo a RPA es posible incrementar la conductancia hidráulica del sistema suelo-planta (CH_{s-p}) respecto de árboles bajo riego convencional, utilizando la misma lámina de riego. La práctica del riego RPA se propuso inicialmente para el viñedo (Dry *et al.*, 1996) y sus ventajas se establecieron en términos de control estomático y del crecimiento, pero no se ha prestado suficiente atención al movimiento de agua en la planta. Hu y col. (2011) realizaron un ensayo con plántulas de maíz donde midieron la CH para intentar explicar el movimiento de agua en RPA en contraste con un riego parcial fijo (RPF) y un riego convencional. Estos autores reportaron que se produce un aumento de la CH en la mitad bajo riego tanto en RPA como RPF respecto de una mitad bajo riego convencional y asociaron esta mayor CH con un incremento de la absorción de agua. En base a lo reportado por estos autores, nuestra hipótesis de partida era detectar una mejora de la CH_{s-p} , g_s y A en plantas de olivo bajo RPA regadas con la misma lámina de riego que el control.

5.1 Evolución de potencial hídrico

El riego parcial de raíces o desecación parcial de raíces es una técnica de riego deficitario desarrollada recientemente (Loveys *et al.*, 1997, 1998; Dry y Loveys 1998; Dry *et al.*, 2000a, b, 2001). En la mayoría de los trabajos publicados, se aplica una lámina de riego deficitaria e inferior a la ET_c de los cultivos, que generalmente es alrededor del 50% de la demanda teórica (ET_c). En estos casos se ha observado una caída del potencial hídrico en plantas bajo RPA respecto de los controles, debido lógicamente, al estrés que se desarrolla cuando la aplicación de agua no basta para mantener la ET_c . (Gowing *et al.*, 1990; Heilmeier *et al.*, 1990; Loveys *et al.*, 1991, 1997, 1998; Dry *et al.*, 1996, 2000a, b, 2001; Dry y Loveys 1998; Hutton, 2000; Kang *et al.*, 2002, 2003; Whabbi *et al.*, 2005; Centritto *et al.*, 2005; Fernández *et al.*, 2006; Sadras, 2008; Hu *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2013;). Estas diferencias entre cantidad de agua y método de aplicación pueden confundir la respuesta. Por otro lado, Whabbi y col. (2005), en tratamientos de RPA regados con una lámina inferior a la aplicada al control, registraron una disminución del potencial pre-amanecer

(ψ_a), aunque esa tendencia desapareció en las mediciones realizadas al mediodía (probablemente debido a un control del ψ por cierre estomático en el RPA). En el presente trabajo, aplicamos la misma lámina de agua a todos los tratamientos para separar el posible efecto de la alternancia de riego sobre la CH_{s-p} de los efectos debidos a variar la lámina aplicada. Whabbi y col. (2005) realizaron un ensayo en olivo donde se analiza un tratamiento de RPA bajo la misma dotación de riego que el control. En este caso, los autores no observaron diferencias significativas de potencial de tronco al mediodía ψ_{md} entre RPA y el control, lo que está de acuerdo con otros autores (Du *et al.*, 2008; Sadras 2008; Morales-Sillero *et al.*, 2013). Los resultados observados en nuestro ensayo durante el ciclo de alta demanda no están de acuerdo con lo reportado por Whabbi y col. (2005) ya que no hubo diferencias significativas en ψ_a mientras que si se observaron diferencias en ψ_{md} , donde los árboles de RPA (y RPF) mostraron potenciales significativamente más negativos respecto de RT (Fig. 4) lo que deriva en diferencias significativas de $\Delta\psi_t$ (Fig. 4). Esto pudo ser debido a las condiciones de ensayo, ya que en nuestro caso se realizó en grandes macetas (donde pudo mejorar la absorción de agua al regar a la vez las dos macetas en RT), mientras que Whabbi y col. (2005) realizaron el ensayo en condiciones de campo en un olivar adulto. Para asegurar que la demanda no excedía a la capacidad de suministro del suelo en maceta, realizamos tres aplicaciones de riego diarios y realizamos el mismo ensayo a principios de otoño, bajo una demanda evaporativa del ambiente mucho más baja. En este ciclo de baja demanda, no se observaron diferencias significativas entre tratamientos en ψ_a y ψ_{md} y por ende, de $\Delta\psi_t$ (Fig. 15). Los mismos resultados se observaron en el ciclo de cambio de régimen de riego (Fig. 27). Por el contrario, cuando se sometió a los árboles a un ciclo de desecación se observó un claro efecto de la restricción hídrica en el potencial hídrico de los árboles (Fig. 33). Una de las principales respuestas de los cultivos al déficit hídrico es la caída del potencial hídrico. Bajo suelos secos, el potencial hídrico disminuye, la resistencia del suelo se incrementa debido a que los poros de mayor tamaño se vacían primero, disminuye el contacto entre raíces y el suelo, aumenta la suberización de las raíces y se incrementa la resistencia en la absorción de agua (Kramer y Boyer, 1995). En la figura 33 se observan los valores medios de potencial para el ciclo de desecado. No hubo

diferencias significativas de ψ_a (que estima el potencial de suelo) mientras que si se observaron diferencias en ψ_{md} y $\Delta\psi_t$.

En general, podemos decir que la disminución del volumen de suelo mojado durante el ciclo de alta demanda indujo las diferencias observadas en estado hídrico del árbol (Fig. 4) a pesar de que se regaron con la misma lámina. En los ciclos de baja demanda evaporativa y cambio de régimen de riego, las plantas afrontan la demanda evaporativa con una mayor oferta de agua del suelo en relación a la demanda y no se presentaron diferencias en potencial. Fernández y Moreno (1999) consideran -0,5 MPa de ψ_a como umbral de estrés hídrico en olivo. Este umbral solo fue superado en los experimentos de esta tesis hacia el final del ciclo de desecación en el tratamiento sin riego (SR).

5.2 Evolución de la conductancia hídrica diaria (CH_{s-p}) y la conductancia hidráulica media (CH_m)

5.2.1 *Conductancia hídrica diaria (CH_{s-p})*

Para los ciclos de alta y baja demanda evaporativa, los valores más altos de CH_{s-p} diaria se observaron en RT respecto de RPA y RPF (Figs. 5 y 16), lo que está de acuerdo con lo reportado por Hu y col. (2011) en maíz, North y Nobel, (1991) en *Agavi deserti* y Sperry (2000) en varias especies forestales.

En la evolución de la CH_{s-p} diaria bajo alta demanda, se observó una disminución en la CH_{s-p} de RT el día 7 de agosto, donde no hubo diferencias significativas entre tratamientos. Esta fue una respuesta típica a las condiciones ambientales, en este caso, al aumento de la ETo de ese día (Fig. 5), por lo que se produce un aumento del $\Delta\psi_t$ y consecuentemente, una caída de la CH_{s-p} , que posteriormente se recupera. En general, durante el ciclo de alta demanda evaporativa, la CH_{s-p} va en aumento. Para el ciclo de baja demanda evaporativa, se observaron diferencias significativas entre tratamientos los tres primeros días del ciclo, siguiendo el mismo patrón observado en el ciclo de alta demanda. A partir del 11 de octubre, la evolución diaria presenta variaciones que corresponden a la falta de riego por roturas en el sistema y problemas con el suministro eléctrico (Fig. 16). Estos cortes de

riego se produjeron en distintos momentos y tuvieron distintas duraciones afectando las mediciones de los días 11, 15, 17 y 23 de octubre donde no se observaron diferencias significativas entre tratamientos.

Para estudiar la respuesta a un aumento del volumen de suelo bajo riego, se cambió el régimen de riego de RPF, que comienza a regarse de manera convencional, humedeciendo simultáneamente las dos macetas como en RT (Sección 3 de Resultados). No se observaron diferencias significativas de CH_{s-p} diaria entre tratamientos (Fig. 28A). Este ciclo se realizó dentro de invernadero debido a las lluvias típicas de otoño en esta zona. A su vez se realizan dos cambios de riego en los árboles bajo RPA. La falta de respuesta a los cambios de régimen de riego sugiere que la cantidad de agua aplicada es el factor clave y que el modo de aplicación o el volumen de suelo mojado juegan un papel secundario. Por otra parte, los resultados observados podrían atribuirse a la baja demanda evaporativa registrada durante este ciclo junto con la alta humedad relativa en el interior del invernadero. Además, bajo estas condiciones aumenta el nivel de error relativo en las mediciones de ψ . Una evaluación de la CH_{s-p} al cambio de régimen de riego debería estudiarse bajo una demanda evaporativa más elevada para confirmar los resultados encontrados.

En el ciclo de desecado se observó un claro efecto de la restricción hídrica sobre la evolución de la CH_{s-p} diaria (Fig. 34A). Clarkson y col. (2000) reportaron que el déficit hídrico produce una caída de la CH en raíces. A lo largo del ciclo se observaron variaciones dinámicas de la CH_{s-p} en respuesta a las condiciones de ETo donde RT siempre muestra mayor CH_{s-p} respecto de SR. El día 25 de febrero se produce una caída significativa de la CH_{s-p} en SR en respuesta a la desecación.

En general, la disminución del volumen de suelo bajo riego que se produce en los tratamientos RPA y RPF indujeron una caída de la CH_{s-p} diaria respecto de RT. Estos resultados eran esperables bajo alta ETo pero en nuestro caso, las condiciones de baja ETo y alta humedad deberían no ser limitantes y sin embargo, se detectaron dichas diferencias (Figs. 5 y 16). Por otro lado, se observó un claro efecto de la desecación del suelo sobre la CH_{s-p} .

5.2.2 **Efecto del régimen de riego sobre la conductancia hídrica media (CHm)**

A partir de la CH_{s-p} diaria calculamos la CHm de cada ciclo para analizar de forma más global la respuesta de la CH_{s-p} a los tratamientos de riego aplicados.

Se observaron diferencias significativas muy marcadas entre RT y los tratamientos de RPA y RPF. En el ciclo de alta demanda evaporativa, la CHm cayó en RPA un 47% y en RPF un 49% respecto de RT (Fig. 6). Algo similar se observó durante el ciclo de baja demanda, donde la CHm fue un 45% menor en RPA y un 39% menor en RPF, respecto de RT (Fig. 17). En ambos ciclos no se observaron diferencias significativas entre RPA y RPF, lo que no confiere ventaja alguna a la alternancia del riego en lo que se refiere a mejorar la conductancia hídrica en el árbol. La desproporción entre los resultados obtenidos para RPA y RPF respecto de RT son marcadamente mayores a los reportados en maíz por Hu y col. (2011). Esta caída tan pronunciada en RPA solo puede explicarse por limitaciones en el volumen de suelo y la densidad radicular bajo riego impuesta por los tratamientos, a pesar de que el volumen de suelo humedecido en RPA ($20 \text{ dm}^3/\text{maceta}$) parece más que suficiente para un árbol de unos 3 años, regado a pulsos tres veces al día bajo una demanda evaporativa muy limitada (con valores medios de 6,2 y 2,9 mm/d en alta y baja demanda evaporativa respectivamente; Tabla 1).

Uno de los factores que afectan significativamente la absorción de agua de las raíces, señalados por Kramer y Boyer (1995), es la dimensión del sistema radicular. En este sentido, en los árboles de RPA y RPF se reduce a la mitad el volumen de suelo bajo riego, pero se desconoce la proporción de raíces que queda efectivamente bajo suelo húmedo y la que queda bajo suelo seco. Debido a que el tratamiento de separación del sistema radicular se impuso 2 años antes de comenzar el experimento, cabía suponer que las raíces habrían colonizado totalmente ambas macetas. Por otra parte, se ha reportado que ante situaciones de estrés hídrico, el olivo realiza principalmente ajustes osmóticos antes que ajustes morfológicos debido a la baja tasa de crecimiento propia de *Olea europaea* L. (Lakso *et al.*, 1985). Esto podría explicar las discrepancias encontradas en la caída de la CH bajo RPA respecto

de lo reportado por Hu y col. (2011), ya que estos autores realizaron el ensayo con plántulas de maíz, y observaron un gran desarrollo radicular en la zona bajo riego, mientras que en nuestro ensayo, no se observó un crecimiento radicular en la zona bajo riego que permita al árbol afrontar la demanda evaporativa con un menor volumen de suelo húmedo, tanto en agosto como en octubre (Tabla 3). A nivel del ensayo realizado, destacamos la importancia tanto del volumen de suelo bajo riego como la longitud radicular efectiva bajo suelo húmedo, ya que estos factores afectan directamente la conductancia hidráulica del sistema suelo-planta.

Otro importante factor que afecta la capacidad de absorción de agua de las raíces es su permeabilidad intrínseca (Kramer y Boyer, 1995; Martínez-Ballesta *et al.*, 2011). Fernández y col. (1994) reportaron diferencias anatómicas entre raíces de regadío y raíces de secano que podrían incidir en la capacidad y plasticidad del sistema radicular para absorber agua. Entre estas características, señalaron que las raíces de árboles de secano respecto de las raíces de árboles bajo riego, son más cortas y presentan crecimiento secundario más cercano al ápice que las raíces de regadío. Se ha señalado por otros autores, que la maduración cerca el ápice puede permitir un mayor movimiento de agua a través del sistema radicular debido al incremento del flujo de agua asociado al desarrollo vascular secundario (Oosterhuis y Wulschleger, 1987). Por otro lado, es bien conocido que la desecación del suelo puede producir cavitación en los vasos xilemáticos (Sperry, 2000), embolismo y suberización (North y Nobel, 1991) lo que lleva a una reducción de la CH de las raíces (Sperry, 2000). Este proceso afecta a las raíces a medida que el suelo se seca en RPA y, principalmente, en RPF, ya que una porción de su sistema radicular permanece constantemente en suelo seco, por lo que se espera que haya senescencia e incluso muerte de raíces (Eissenstat, 1997).

Hu y col. (2011) reportaron un aumento de la CH en la zona bajo riego en RPA y RPF respecto de una mitad bajo riego en RT. A su vez, observaron una respuesta más favorable de RPA respecto RPF, por lo que concluyeron que bajo RPA se producía un aumento de la eficiencia de absorción de agua al mojar un volumen de suelo mayor y por ende, humedecer una mayor densidad

de raíces. Por todo lo descrito, en los experimentos que aquí se presentan, se esperaba una respuesta más favorable de RPA respecto de RPF, ya que al alternar el riego entre las macetas, se humedece un volumen de suelo mayor que en el RPF y que permanece bastante humedecido porque la demanda evaporativa en los experimentos de otoño es baja. El hecho de que en nuestro trabajo no se haya observado una mayor CH_{s-p} en RPA respecto de RPF podría ser explicado por un comportamiento diferencial de las raíces en estos sistemas de raíz dividida. Habiéndose separado las raíces 24 meses antes de comenzar el experimento, cabe esperar una colonización total por parte de las raíces de las dos macetas, previa al comienzo de los experimentos. No obstante, las medidas de masa y longitud de raíces por maceta, muestra grandes diferencias (Figura 10, Tabla 3). En general, la longitud radicular varía entre macetas en todos los árboles del ensayo, llegando a observarse variaciones del 60% entre una y otra maceta de un mismo árbol. Si bien en los árboles de RPA estas variaciones oscilan entre 9 y 42% entre macetas, al realizar ciclos de riego y desecación, aunque el volumen humedecido es el mismo, y puede considerarse mayor que en RPF, se observa una respuesta de la CH que no es estable y está en función de la densidad radicular que comienza un ciclo de desecación y la que comienza un ciclo de riego.

En la CH_m del ciclo de desecación se observaron diferencias significativas entre tratamientos. Respecto de RT, la CH_m de SR (tratamiento sin riego) cayó un 40% mientras que no se observaron diferencias significativas entre RT y RP. Además, no se observaron diferencias significativas entre RP y SR, lo que demuestra el efecto de limitar el volumen de suelo bajo riego y está de acuerdo con lo observado anteriormente (Fig. 34B). Kramer y Boyer (1995) reportaron que uno de los principales factores que afectan la capacidad de absorber agua de las raíces es el gradiente de potencial hídrico suelo-raíz ($\Delta\psi_t$). Este es uno de los parámetros afectados por los tratamientos de riego, ya que se observaron diferencias significativas entre tratamientos, donde RPA y RPF presentaron un $\Delta\psi_t$ significativamente mayor respecto de RT (Fig. 33).

Para lo observado podemos decir que la disminución del volumen de suelo mojado en RPA y RPF afectó significativamente la CH_m del sistema suelo-planta para las condiciones atmosféricas de los ciclos de alta y baja

demanda evaporativa, no así bajo las condiciones del ciclo de cambio de régimen. La sequía produce un claro efecto negativo sobre la CH de sistema suelo-planta.

5.3 Análisis individual de los parámetros T , $\Delta\psi$ y CH

Durante el ciclo de alta y baja demanda evaporativa, se observó una respuesta heterogenea dentro de los tratamientos de RPA y RPF, en todas las variables estudiadas (T , $\Delta\psi_t$ y CH_{s-p}) respecto de lo observado para RT (Figs. 7, 8 y 9 en alta demanda; Figs. 18, 19 y 20 en baja demanda evaporativa). Esta variación observada corresponde a la modificación del volumen de suelo bajo riego, pero también asociamos esta respuesta con las condiciones iniciales de los árboles, principalmente la proliferación de su sistema radicular, ya que, como se comenta mas arriba, observamos una densidad radicular distinta en ambas macetas de un mismo árbol (Tabla 3 y Fig. 10). Esto generó una respuesta particular de cada árbol en función de la densidad radicular bajo riego, la cual era estable en RPF pero variable en RPA. En el caso de RT, si bien los arboles tenian un constitución diferente, al no alterar el volumen bajo riego, la respuesta fue similar en todos los árboles.

5.4 Relación entre la longitud del sistema radicular bajo riego y la conductancia hídrica del árbol. Conductividad hidráulica por unidad de longitud radicular bajo riego.

Como se ha mencionado, la longitud radicular es un factor muy importante en la eficiencia de absorción de agua en las plantas. Generalmente, no se tiene en cuenta este parámetro, pero en el caso de RPA se trata de una variable de singular importancia, ya que la técnica se basa en humedecer o dejar secar una fracción de suelo, pero se desconoce realmente la proporción de raíces que queda bajo suelo húmedo o seco. A pesar del gran número de trabajos publicados ensayando RPA (ver Sadras 2008), generalmente no se caracteriza cuantitativamente la densidad radicular. Una vez finalizado el ensayo medimos la longitud radicular correspondiente a cada árbol y a cada maceta (Tabla 3 y Fig. 10) y observamos gran diferencia de longitud radicular entre árboles y entre macetas de un mismo árbol, lo que nos permitió comprender la respuesta a los tratamientos de riego aplicados.

5.4.1 **Conductividad hídrica por unidad de longitud radicular**

Observamos una relación lineal entre la longitud radicular bajo riego y la CHm de cada árbol que fue significativa y positiva, tanto en el ciclo de alta como en el de baja demanda evaporativa (Figs. 11B y 21B). Existen numerosos trabajos (p. ej., Novák, 1987) que indican que, cuando las condiciones hidráulicas limitan la absorción de agua, la extracción de agua es proporcional a la densidad radicular. Respecto del movimiento del agua en el sistema suelo-planta, se ha publicado por un lado, que la resistencia ofrecida por la planta es mayor a la resistencia del suelo (Kramer y Boyer, 1995), mientras que por otro lado, la resistencia de las raíces representa entre el 70 y el 90% de la resistencia total ofrecida por la planta en fase líquida (Rieger, 1989). Todo lo expuesto refleja la importancia de la densidad radicular bajo riego en la CH del sistema suelo-planta.

En ambos ciclos, se observaron diferencias significativas entre tratamientos en la conductividad hidráulica media por unidad de longitud radicular bajo riego (CHm_{ulr}) de cada árbol, diferentes a las observados en la CHm inicialmente. En el ciclo de alta demanda evaporativa, se observó un aumento de la CHm_{ulr} en RPF, que fue un 40% mayor que en RT (Fig. 14B), mientras que no se observaron diferencias significativas entre RPF y RPA y entre RPA y RT. En el ciclo de baja demanda, respecto de RPF, la CHm_{ulr} de RT es un 49% menor mientras que en RPA es un 47% menor (Fig. 24B). En este caso las diferencias encontradas entre RPF y RPA las podemos atribuir a la demanda atmosférica, ya que fue menor en este último ciclo, por lo que en RPA permanece un mayor volumen de suelo mojado respecto del ciclo de alta demanda, en consecuencia la eficiencia del sistema radicular disminuye, acercándose a lo observado para RT. Este parámetro no se evaluó en los ciclos de cambio de régimen y desecación debido a que el volumen radicular bajo riego esta en transición.

5.5 **Relaciones entre el área foliar y la conductancia hídrica del árbol.**

Normalización de la conductancia hidráulica en función del área foliar.

Kramer y Boyer (1995) publicaron que la transpiración de las plantas, que está en función del área foliar, constituye uno de los principales factores

que intervienen en el control de la absorción de agua en las plantas. En nuestro trabajo observamos una relación lineal significativa entre el área foliar de cada árbol y su CHm, con una pendiente positiva que indica que a mayor área foliar, mayor CHm, lo que está de acuerdo con lo reportado por Nardini y col. (2006). Esta respuesta se observó en los ciclos de alta y baja demanda evaporativa (Figs. 12 y 22) así como en el ciclo de desecación (Fig. 35), mientras que la correlación no fue significativa en el ciclo de cambio de régimen, posiblemente debido a la baja demanda evaporativa registrada durante el ciclo y las condiciones de invernadero como alta humedad. (Fig. 30).

Cuando analizamos la CHm normalizada por unidad de área foliar ($CH_{m_{af}}$), no observamos diferencias significativas entre tratamientos en los ciclos de alta y baja demanda y en el ciclo de desecación (Figs. 13B, 23B y 36B). Yang y col. (2013) reportaron que perales jóvenes bajo RPA presentaron mayor CH_{af} respecto de RT cuando se redujo la lámina de riego un 33 o un 25% en RPA respecto de RT, mientras que la CH_{af} fue menor cuando se redujo la lámina de riego un 50%. A su vez, reportaron que la CH_{af} fue siempre mayor en RT respecto de RPF cuando la lámina se redujo un 25, 33 o 50%. Estos autores atribuyeron esta respuesta de la CH_{af} en función del área foliar al efecto del RPF sobre el crecimiento de la canopia debido a la porción radicular que queda constantemente bajo suelo seco, donde la densidad radicular en la zona seca se reduce, el crecimiento radicular cae lentamente, hay embolismo y cavitación (North y Nobel, 1991; Sperry, 2000) senescencia e incluso muerte de raíces.

5.6 Evolución de la conductancia estomática (g_s) y la asimilación (A).

Varios autores han reportado una caída de la conductancia estomática en plantas bajo RPA (Bongi y Palliotti, 1994; Dry y Loveys, 1999; dos Santos *et al.*, 2003; de Souza *et al.*, 2003, 2005; Whabbi *et al.*, 2005; Centritto *et al.*, 2005). La mayoría coincide en que el ABA producido en las raíces expuestas a suelo seco conduce a una reducción de la conductancia estomática y la transpiración lo que reduce el crecimiento de la canopia (Zhang y Davies, 1990; Bongi y Palliotti, 1994; Giorio *et al.*, 1999; Davies *et al.*, 2000). Esta respuesta estomática ha sido considerada como la base fisiológica de la técnica del RPA (Sadras, 2008). Como se comentó anteriormente, en la mayoría de los trabajos

se aplica una cantidad de agua menor a la ET_c de los cultivos y por este motivo se confunde el efecto de la técnica con el efecto de la cantidad de agua aplicada en el riego. Whabbi y col. (2005), observaron una disminución de la conductancia estomática en árboles de olivo bajo RPA, tanto en los que recibieron el 100% de la ET_c , como en aquellos que se regaron con el 50%. Estos autores registraron dicha disminución solo por la tarde, mientras que no observaron diferencias significativas entre tratamientos en mediciones realizadas en la mañana y medio día. En nuestro trabajo realizamos mediciones de g_s solo durante el medio día y los resultados están de acuerdo con lo reportados por Whabbi y col. (2005) para mediciones realizadas en el mismo horario (Figs. 25, 26B y 32). Por otro lado, Loveys y col. (2000) han reportado que para desencadenar de forma continua la señal química de raíz a brotes se debe alternar zonas húmedas y secas del sistema radicular, ya que este no es capaz de mantener la producción de ABA durante largos períodos de tiempo, por lo que cabría esperar una respuesta diferente de la g_s entre RPA y RPF, que no fue detectada en las mediciones de g_s , quizás por tratarse de pequeñas diferencias o porque el número de mediciones realizadas podrían haber sido insuficientes para detectar dicha diferencia. En el ciclo de cambio de régimen no se observaron diferencias significativas de g_s entre tratamientos (Fig. 32). Esta respuesta era de esperarse debido a la baja demanda evaporativa del ambiente y a que no se habían observado diferencias en el ciclo de baja demanda evaporativa. Fernández y col. (2003) llevaron a cabo un ensayo de riego parcial en condiciones de campo con olivos regados por inundación, donde se regaba toda la superficie, y olivos bajo riego por goteo, en los que se consideró que gran parte de las raíces quedan bajo suelo seco. Estos autores no observaron diferencias significativas de g_s entre tratamientos y atribuyeron esta respuesta a la baja demanda evaporativa del ambiente. Es probable que haya un volumen mínimo de suelo mojado para cada situación, por encima del cual no haya efecto de este factor en la respuesta del cultivo al agua (si el suministro es adecuado) y que muchas de las respuestas descritas de experimentos en macetas sean artefactos del sistema analizado.

No se observaron diferencias significativas de A entre tratamientos en ninguno de los ciclos mencionados anteriormente (Figs. 26A), lo que está de

acuerdo con varios autores que han reportado que los cultivos bajo RPA mantienen su capacidad fotosintética en comparación con controles que reciben sustancialmente más agua (dos Santos *et al.*, 2003; de Souza *et al.*, 2003, 2005; Kirda *et al.*, 2004; Zegbe., *et al.*, 2004; Centritto *et al.*, 2005; Whabbi *et al.*, 2005), aunque, como se mencionó anteriormente, las medidas realizadas podrían haber sido insuficientes.

Durante el ciclo de desecación, se observó una caída significativa de la g_s y la A en SR respecto de RT y RP hacia el final del ciclo (Figs. 37 y 38B; Tablas 9 y 10). Los árboles de SR alcanzaron una media de -0,8 MPa de ψ_a , superando el umbral -0,5 MPa reportado por Fernández y Moreno (1999) a partir del cual se considera que hay estrés hídrico. Xiloyannis y col. (1998) reportaron que el estrés hídrico produce una disminución de los valores de g_s , mientras que Clarkson y col. (2000), reportaron que el déficit hídrico disminuye la CH, lo que podría reducir los valores de transpiración, la conductancia estomática y la fotosíntesis (A).

6 CONCLUSIONES

Bajo las condiciones de nuestro ensayo, el RPA no solo no mejoró sino que indujo una caída significativa y muy marcada de la CH del sistema suelo-planta en árboles de *Olea europaea* L. cv. Arbequina regados con la misma lámina que los controles. En el ciclo de alta demanda evaporativa, la conductancia hidráulica media (CHm) cayó un 47% en RPA y un 49% en RPF respecto de RT. En el ciclo de baja demanda evaporativa hubo una respuesta similar, a pesar de que la ETo fue marcadamente menor que en el ciclo anterior, se observó una disminución de la CHm del 45% en RPA y del 39% en RPF, respecto de RT. Asimismo, no se observaron diferencias significativas entre RPA y RPF en los dos ciclos antes mencionados, con lo que no se detectaron ventajas de alternar el riego frente a un riego parcial fijo. En nuestro caso, los experimentos separaron los efectos de la alternancia de riego de la dotación de riego, algo que no se ha hecho en la mayoría de los experimentos publicados. También hay que destacar los resultados de las medidas del sistema radicular en las macetas, donde las raíces de dos macetas de un mismo árbol difirieron notablemente en sus dimensiones. Este factor, que puede ser muy importante para determinar la respuesta, no es reportado en la gran mayoría de experimentos, lo cual podría sugerir que muchos de los resultados observados pudieran deberse a diferencias en el sistema radicular no medidas.

Se observó una relación lineal y significativa entre la longitud de raíces bajo riego por árbol y su CHm tanto en los ciclos de alta como de baja demanda evaporativa, lo cual es sorprendente habida cuenta de la alta densidad de raíces en todas las macetas. Es posible que la CH se vea limitada por la división artificial del tronco realizada para explorar las dos macetas. Comprobar esta hipótesis requeriría estudios anatómicos del tronco dividido en sus dos mitades. Bajo condiciones de alta demanda evaporativa, la conductancia hidráulica por unidad de longitud radicular bajo riego aumentó en RPF un 40% respecto de RT, mientras que no se observaron diferencias significativas entre RPF y RPA y entre RPA y RT. En condiciones de baja demanda evaporativa, la conductividad hidráulica por unidad de longitud radicular bajo riego disminuyó significativamente un 51% en RT y un 43% en

RPA respecto de RPF, que resultó ser el tratamiento que mostró la mayor eficiencia en el transporte de agua por unidad de longitud de raíz. Al parecer, la alternancia de riego en RPA induciría una disminución de la permeabilidad del sistema radicular respecto de lo observado en RPF, lo que hace más cuestionable el posible beneficio de generar ciclos de riego y desecación.

No observamos diferencias significativas de la CH normalizada por el área foliar (CH_{af}) entre los tratamientos de riego aplicados, tanto en alta como en baja demanda evaporativa.

Los árboles bajo RPA y RPF no presentaron diferencias significativas de g_s y A respecto de RT en los ciclos de baja demanda evaporativa, con lo que no se confirman las ventajas esperadas del RPA.

Por todo lo observado podemos concluir que bajo RPA se produce una caída significativa de la CH del sistema suelo-planta que está relacionada con la densidad radicular bajo riego en cada árbol aunque se aplique la misma lámina de riego que en los controles. La disminución de la CH_{s-p} se observó tanto en RPA como en RPF y no afectó a la g_s y la A .

No observamos diferencias significativas de la CH_{s-p} entre tratamientos cuando se modificó el volumen humedecido en RPF durante el ciclo de cambio de régimen de riego. Esta respuesta pudo ser debida a las condiciones de baja ETo y alta humedad relativa ya que tampoco se observaron diferencias significativas entre RPA y RT.

La desecación del suelo indujo una caída de la CH_{s-p} , respecto del control (RT), confirmando resultados en otras especies. La CH_m disminuyó un 40% en árboles sin riego (SR), mientras que no se observaron diferencias de la CH_{af} . Hacia el final del ciclo de desecación se observó una caída de la g_s y la A en árboles de SR respecto del control.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Ayerza, R., Sibbett, S. G. (2001). Thermal adaptability of olive (*Olea europaea* L.) to the Arid Chaco of Argentina. *Agric., Ecosyst. Environ.* 84 (2001) 277–285.
- Barranco, D. y Ruiz, N. (2005). Frost Tolerance of Eight Olive Cultivars. *Hort Sci.* 40(3):558-560. 2005.
- Barranco, D. (2008). Variedades y patrones. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Ediciones Mundi-Prensa, Junta de Andalucía, pp. 63-92.
- Basile, B., Marsal, J., Solari, L. I., Tyree M. T., Bryla, D. R., y DeJong, T. M. (2003). Hydraulic conductance of peach trees grafted on rootstocks with differing size-controlling potentials. *J. Hortic. Sci. & Biotechnol.* (2003) 78 (6) 768-774
- Behboudian, M. H. y Mills, T. M. (1997). Deficit irrigation in deciduous orchards. *Hort. Rev.* 21:105-131.
- Beltran, G., Uceda, M., Hermoso, M., Frias, L. (2008). Maduración. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Ediciones Mundi-Prensa, Junta de Andalucía, pp.163-187.
- Bongi, G., Palliotti, A., (1994). Olive. En: Shaffer, B., Anderson, P.C. (Eds.), *Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops: Temperate Crops*, vol. I. CRC Press, Boca Raton, pp. 165–187.
- Boursiac, Y., Chen, S., Luu, D. T., Sorieul, M., van den Dries, N. y Maurel, C. (2005). Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots-molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiol.* Vol.139, pp. 790-805.
- Bradford, K. J., y Hsiao, T. C. (1982). Physiological responses to moderate water stress. En: OC Lange PS Nobel, CB Osmond, H Ziegler (eds). *Physiological Plant Ecology II. Water relations and Carbon assimilation*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 263.
- Caspari, H. W., Behboudian, M. H., Chalmers, D. J. (1994). Water use, growth and fruit yield of “Housi” Asian pears under deficit irrigation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119:383-388.
- Castel, J. R. y Fereres, E. (1982). Response of young almond trees to two drought periods in the field. *J. Hort. Sci.* 57, 175-87.

- Centritto, M., Wahbib, S. Serraj, R. Chaves, M. M. (2005). Effects of partial rootzone drying (PRD) on adult olive tree (*Olea europaea*) in field conditions under arid climate II. Photosynthetic responses. *Agric., Ecosyst. Environ.* 106 (2005) 303–311.
- Civantos, L. (2008). La olivicultura en el mundo. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Ediciones Mundi-Prensa, Junta de Andalucía, pp.17-35.
- Clarkson, D., Carvajal, M., Henzler, T., Waterhouse, R., Smyth, A., Cooke, D., Cochard, H., Martin, R., Gross, P., (2000). Temperature effects on hydraulic conductance and water relation of *Quercus robur* L. *J. Exp. Bot.* 51, 1255–1259.
- Connor, D. J., Fereres, E. (2005). The Physiology of Adaptation and Yield Expression in Olive. *Hortic. Rev.* 0-471-66694-7.
- Chalmers, D. J., Mitchell, P. D., van Heek, L. (1981). Control of peach tree growth and productivity by regulated water supply, tree density and Summer pruning. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106-307-312.
- Davies, W. J., Bacon, M. A., Thompson, D. S., Sobeih, W., Rodriguez, L. G. (2000). Regulation of leaf and fruit growth in plants in drying soil: exploitation of the plants chemical signalling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. *J. Exp. Bot.* 51, 1617–1626.
- Davies W. J., Wilkinson S., Loveys, B. (2001) Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytol* 153:449–460.
- Davies W. J., Wilkinson S., Loveys, B. (2002). Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytol* 153:449–460.
- de Souza, C. R., Maroco, J. P., dos Santos, T. P., Rodrigues, M. L., Lopes, C. M., Pereira, J. S., Chaves, M. M., (2003). Partial rootzone drying: regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field-grown grapevines (*Vitis vinifera* cv Moscatel). *Funct. Plant Biol.* 30, 653–662.
- de Souza, C. R., Maroco, J. P., dos Santos, T. P., Rodrigues, M. L., Lopes, C. M., Pereira, J. S., Chaves, M. M. (2005) Control of stomatal aperture and carbon uptake by deficit irrigation in two grapevine cultivars. *Agric Ecosyst Environ* 106:261–274

- Denney, J. O. y McEachern, G. R. (1985). Modeling the thermal adaptability of the olive (*Olea europaea* L.) in Texas. *Agric. For. Meteorol.* 35: 309-327.
- Dichio, B., Nuzzo, V., Xiloyiannis, C., Angelopoulos, K. (1997). Drought stress-induced variation of pressure–volume relationships in *Olea europea* L., cv. Coratina. *Acta Hort.* 449, 401–409.
- dos Santos, T. P., Lopes, C. M., Rodrigues, M. L., de Souza, C. R., Maroco, J. P., Pereira, J. S., Silva, J. R., Chaves, M. M., (2003). Partial rootzone drying: effects on growth and fruit quality of field-grown grapevines (*Vitis vinifera*). *Funct. Plant Biol.* 30, 663–671.
- Dry, P. R., Loveys, B. R., Botting, D. G., Düring H (1996) Effects of partial rootzone drying on grapevine vigour, yield, composition of fruit and use of water. En: Stockley CS, Sas AN, Johnstone RS, Lee TH (Eds.) *Proceedings of the 9th Australia Wine Industrial Technical Conference*. Winetitles, Adelaide, Australia, pp. 128–131.
- Dry, P. R. y Loveys, B. R. (1998) Factors influencing grapevine vigour and the potential for control with partial rootzone drying. *Aust J Grape Wine Res* 4:140–148.
- Dry, P. R., Loveys, B. R. (1999) Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. *Vitis* 38:151–156
- Dry, P. R., Loveys, B. R., Düring, H. (2000a) Partial drying of the rootzone of grape. I. Transient changes in shoot growth and gas exchange. *Vitis* 39:3–7.
- Dry, P. R., Loveys, B. R., Düring, H. (2000b). Partial drying of the rootzone of grape. II. Changes in the pattern of root development. *Vitis* 39:9–12.
- Dry, P. R., Loveys, B. R., McCarthy, M. G. (2001) Strategic irrigation management in Australian vineyards. *J Intl Sci Vin* 35:129–139.
- Du, T., Kang, S., Zhang, J., Li, F., Yan, B., (2008). Water use efficiency and fruit quality of table grape under alternate drip irrigation. *Agric. Water Manag.* 95 (6), 659–668.
- Eissenstat, D. M. (1997). Trade-offs in root form and function. En: Jackson, L. E. (Eds.) *Ecology in Agriculture*. Academic Press. pp 173-199.
- FAO (Food and Agriculture Organization), (1985). Water quality for agriculture. *FAO Irrigation and Drainage Paper* 29, Rome, Italy.

- Fereres, E. y Goldhamer, D. A. (1990). Deciduous fruits and nut trees. En: BA Steward y Nielsen D. R. (Eds). Irrigation of agricultural crops-Agronomy Monograph nº30. ASCA-CSSA-SSSA, Madison, p 987.
- Fereres, E. (2004). Water-limited agricultura. *Europ. J. Agron.* 21 (2004) 399–400.
- Fereres, E. y Connnor, D. (2004). Sustainable water management in agriculture. pp. 157–170. En E. Cabrera and R. Cobacho (Eds.) Challenges of the new water policies for the XXI century. Swets & Zeitlinger, Lisse, the Netherlands.
- Fereres, E., Soriano, M. A. (2007). Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *J. Exp. Bot.* 58, 147–159.
- Fernández, J. E., Moreno, F., Cabrera, F., Arrue, J. L., Martín-Aranda, J. (1991). Drip irrigation, soil characteristics, and root distribution and root activity of olive trees. *Plant Soil* 133, 239–251.
- Fernández, J. E., Moreno, F., Martín-Aranda, J., Rapoport, H. F. (1994). Anatomical response of olive roots to dry and irrigated soils. *Adv. Hort. Sci.*, 8 (1994): 141-144.
- Fernández, J. E., Moreno, F. (1999). Water use by the olive tree. *J. Crop Prod.* 2:101–162.
- Fernández, J. E., Palomo, M. J., Días-Espejo, A., Clothier, B. E., Green, S. R., Girón, I. F., Moreno, F. (2001). Heat-pulse measurements of sap flow in olives for automating irrigation: tests, root flow and diagnostics of water stress. *Agricultural Water Manag.* 51 (2001) 99–123.
- Fernández, J. E., Palomo, M. J., Días-Espejo, A., Girón, I. F., Villagración, L. (2003). Influence of partial soil wetting on water relation parameters of the olive tree. *Agron.* 23 (2003) 545-552.
- Fernández, J. E., Días-Espejo, A., Infante, J. M., Durán, P., Palomo, M. J., Chamorro, V., Girón, I. F., Villagración, L. (2006). Water relations and gas exchange in olive trees under regulated deficit irrigation and partial rootzone drying. *Plant Soil* (2006) 284: 273-291.
- García-Vila, M., Fereres, E., Mateos, L., Orgaz, F. y Steduto, P. (2009). Deficit Irrigation Optimization of Cotton with AquaCrop. *Agron. J.* 101:477–487.
- Gimenez, C., Fereres, E., Ruz, C., Orgaz, F. (1997). Water relations and gas exchange of olive trees: diurnal and seasonal patterns of leaf water

- potential, photosynthesis and stomatal conductance. *Acta Hort.* 449, 411–415.
- Ginestar, C. y Castel, J. R. (1996). Responses of Young clementine citrus trees to water stress during different phenological periods. *J. Hort. Sci.* 71:551-559.
- Giorio, P., Sorrentino, G., d'Andria, R. (1999). Stomatal behaviour, leaf water status and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit. *Environ. Exp. Bot.* 42 (1999) 95-104.
- González-Altozano, P. y Castel, J. R. (1999). Regulated deficit irrigation in "Clementina de Nules" citrus trees. I. Yield and fruit quality effects. *J. Hort. Sci. Bio.* 71:706-713.
- Gowing, D. J. G., Davies, W. J., Jones, H. G., (1990). A positive rootsourced signal as an indicator of soil drying in apple *Malus domestica* Borkh. *J. Exp. Bot.* 41, 1535–1540.
- Heilmeyer, H., Wartinger, A., Hartung, W., (1990). The relationship between abscisic acid concentration of xylem sap and leaf conductance in almond trees [*Prunus dulcis* (Miller) D.A. Webb]. En: Davies, W. J., Jeffcoat, B. (Eds.), Importance of Root to Shoot Communication in the Responses to Environmental Stress. Monograph 21. British Society for Plant Growth Regulation, Bristol, pp. 217–219.
- Hsiao, T. C., Heng, L., Steduto, P., Rojas-Lara, B. Raes, D., y Fereres, E. (2009). AquaCrop. The FAO crop model to simulate yield response to water: III. Parameterization and testing for maize. *Agron. J.* 101:448–459.
- Hu, T., Kang, S., Li, F., Zhang, J. (2011). Effects of partial root-zone irrigation on hydraulic conductance in the soil–root system of maize plants. *J. Exp. Bot.* 62 (12), 4163–4172.
- Hutton, R. (2000). Improving the water use efficiency of citrus at Yanco Agricultural Institute. *Farmers' Newsl.-Hortic.* 184, 47–49.
- Iniesta, F., Testi, L., Orgaz, F., Villalobos, F.J. (2009). The effects of regulated and continuous deficit irrigation on the water use, growth and yield of olive trees. *Eur. J. Agron.* 30, 258–265.
- Jang, J. Y., Kim, D. G., Kim, Y. O., Kim, J. S. y Kang, H. S. (2004). An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* Vol.54, pp. 713-725.

- Jones, H. G. (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J. Exp. Bot.* 49, 387–398.
- Jury, W. A. y Vaux Jr. H. J. (2007). The Emerging Global Water Crisis: Managing Scarcity and Conflict Between Water Users; *Adv. Agron.*: 95, 1-76.
- Kang, S., Zhang, J., Liang, Z., Hu, X., Cai, H. (1997). The controlled alternative irrigation: a new approach for water saving regulation in farmland. *Agric. Res. Arid Areas* 15, 1–6.
- Kang, S., Hu, X., Goodwin, I., Jerie, P. (2002). Soil water distribution, water use, and yield response to partial root zone drying under a shallow groundwater table condition in a pear orchard. *Sci. Hortic.* 92, 277–291.
- Kang, S., Hu, X., Jerie, P., Zhang, J. (2003). The effects of partial rootzone drying on root, trunk sap flow and water balance in an irrigated pear (*Pyrus communis* L.) orchard. *J. Hydrol.* 280, 192–206.
- Kirda, C., Cetin, M., Dasgan, Y., Topcu, S., Kaman, H., Ekici, B., Derici, M., Ozguven, A., (2004). Yield response of greenhouse grown tomato to partial root drying and conventional deficit irrigation. *Agric. Water Manag.* 69, 191–201.
- Kramer, P. J. y Boyer, J. S. (1995). Water relations of plants and soils. Academic Press; San Diego 495p.
- Lakso, A. N. (1985). The effects of water stress on physiological processes in fruit crops. *Acta Hort.* 171, 275–290.
- Lavee, S., (1996a). Biología y fisiología del olivo. En: *Enciclopedia Mundial del Olivo*. Editado por el Consejo Oleícola Internacional, Consejo Olivícola Internacional, Madrid, España, pp. 61–110.
- Leib, B. G., Caspari, H. W., Redulla, C. A., Andrews, P. K., Jabro, J. J. (2006). Partial rootzone drying and deficit irrigation of 'Fuji' apples in a semi-arid climate. *Irrig Sci* (2006) 24: 85–99.
- Li, S. H., Huguet, J. G., Schoch, P. G., Orlando, P. (1989). Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phonological stages of fruit development. *J. Hort. Sci.* 64:541-552.
- Loveys, B. R. (1991). What use is a knowledge of ABA physiology for crop improvement. *Environmental Plant Biology. Physiology and Biochemistry of Absciscic Acid*, Bios Scientific Publishers, Oxford, pp. 245–259.

- Loveys, B. R., Grant, W. Jr., Dry, P. R., McCarthy, M.G. (1997) Progress in the development of partial root-zone drying. Aust Grapegrow. Winemak. 403:18–20
- Loveys, B., Stoll, M., Dry, P., McCarthy, M. (1998). Partial rootzone drying stimulates stress responses in grapevine to improve water use efficiency while maintaining crop yield and quality. Aust Grapegrow. Winemak. 108–113.
- Loveys, B. R., Dry, P. R., Stoll, M., McCarthy, M. G. (2000). Using plant physiology to improve the water use efficiency of horticultural crops. Acta Hort. 537, 187–199.
- Martínez-Ballesta, M. C., Rodríguez-Hernández, M. C., Alcaraz-López, C., Mota-Cadenas, C., Muries, B. y Carvajal, M. (2011). Plant Hydraulic Conductivity: The Aquaporins Contribution, Hydraulic Conductivity - Issues, Determination and Applications, Prof. Lakshmanan Elango (Ed.), ISBN: 978-953-307-288-3.
- McLean, E. H., Ludwig, M., Grierson, P. F. (2011). Root hydraulic conductance and aquaporin abundance respond rapidly to partial root-zone drying events in a riparian *Melaleuca* species. New Phytol. 192 (3), 664–675.
- Mitchel, P. D., van den Ende, P. H., Chalmers, D. J. (1989). Responses of “Barlett” pear to with holding irrigation, regulated deficit irrigation and tree spacing. J. Am. Soc. Hort. Sci. 114-15-19.
- Morales-Sillero, A., García, J. M., Torres-Ruiz, J. M., Montero, A., Sánchez-Ortiz, A. (2013). Is the productive performance of olive trees under localized irrigation affected by leaving some roots in drying soil? Agric. Water Manag. 123 (2013) 79– 92.
- Moriana, A., Villalobos, F. J., Fereres, E. (2002). Stomatal and photosynthetic responses of olive (*Olea europaea* L.) leaves to water deficits. Plant, Cell Environ. (2002) **25**, 395–405.
- Moriana, A., Orgaz, F., Pastor, M., Fereres, E. (2003). Yield Responses of a Mature Olive Orchard to Water Deficits. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 128 (3): 425-431.
- Morison, J. I. L., Baker, N. R., Mullineaux, P. M., Davies, W. J. (2008) Improving water use in crop production. Philos Trans R Soc B Biol Sci 363:639–658.
- Naor, A., 2006. Irrigation scheduling and evaluation of tree water status in deciduous orchards. Hort. Rev. 32, 111–166.

- Nardini, A. y Salleo, S. (2000). Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Tree Physiol.* 15:14–24.
- Nardini, A., Salleo, S., Lo Gullo, M. A. y Pitt, F. (2000). Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitudinal gradient. *Plant Ecol.* 148:141–149.
- Nardini, A., Gascó, A., Raimondo, F., Gortan, E., Lo Gullo, M. A., Caruso, T., Salleo, S. (2006). Is rootstock-induced dwarfing in olive an effect of reduced plant hydraulic efficiency? *Tree Physiol.* 26, 1137–1144.
- Nnyamah, J. U., Black, T. A. (1977). Rates and patterns of water uptake in a Douglas fir forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41, 972-979.
- Nobel, P. S. y Cui, M. Y. (1992). Hydraulic conductances of the soil, the root soil air gap, and the root - changes for desert succulents in drying soil. *J. Exp. Bot.* 43, 319–326.
- North, G. y Nobel, P., (1991). Changes in hydraulic conductance and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *Am. J. Bot.* 78, 906–915.
- Novak, V. (1987). Estimation of soil-water extraction patterns by roots. *Agric. Water Manag.* 12, 271–278.
- Oosterhuis, D. M., Wulschleger, S. D. (1987). Water flow through cotton roots in relation to xylem anatomy. *J. Exp. Bot.*, (38)196: 1866-1874.
- Orgaz, F. y Fereres, E. 2008. Riego. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Ediciones Mundi-Prensa, Junta de Andalucía, pp.337-362.
- Pavel, E. W., Fereres, E. (1998). Low soil temperatures induce water deficit in olive (*Olea europaea*) trees. *Physiol. Plant.* 104: 525-532.
- Rallo, L., Barranco, D., Caballero, J. M., Del Río, C., Martín, A., Tous, J., Trujillo, I. (2005). *Variedades de Olivo en España*. Ediciones Mundi-Prensa.
- Rallo, L. y Cuevas, J. (2008). Fructificación y producción. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Ediciones Mundi-Prensa, Junta de Andalucía, pp.127-162.
- Rallo, L., Muñoz Diez, C. (2010). *El olivar en un tiempo de cambio*. Citoliva edición. Depósito Legal: SE7623-2010.

- Rapoport, H. F. (2008). Botánica y Morfología. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), El cultivo del olivo. Ediciones Mundi-Prensa, Junta de Andalucía, pp.37-62.
- Rieger, M. (1989). Pressure and transpiration induced flow methods for estimating hydraulic resistance in peach. *HortSci.* 24, 648-50.
- Rugini, E. y Fedeli, E. (1990). Olive (*Olea europea* L.) as an oilseed crop. En: Bajaj, Y.P.S. (Eds.), Bio-technology in Agriculture and Forestry Legume and Oilseed Crops I, vol.1. Springer, Berlin, pp. 593–641.
- Sadras, V. O. (2008). Does partial root-zone drying improve irrigation water productivity in the field? A meta-analysis. *Irrig Sci* DOI 10.1007/s00271-008-0141-0.
- Schulze, E. D. (1986). Whole-plant responses to drought. *Aust J. Plant Phys.* 13:127-149.
- Siefritz, F., Tyree, M. T., Lovisolo, C., Schubert, A. y Kaldenhoff, R. (2002). PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to functions in plants. *Plant Cell*, Vol. 14, pp. 869-876.
- Solé Riera, M. A. (1990). The influence of auxiliary drip irrigation, with low quantities of water in olive trees in las Garricas (cv. Arbequina) 1990. *Acta horticultrae* 286. PAO S.A. y suministros gráficos. ISHS y Junta de Andalucía. pp. 307-310.
- Sperry, J. S., Adler, F. R., Campbell, G. S., Comstock, J. P. (1998). Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell Environ.* 21, 347–359.
- Sperry, J. S. (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agric. For. Meteorol.* 104, 13–23.
- Steudle, E. (2000). Water uptake by roots: Effects of water deficit. *J. Exp. Bot.*, Vol.51, pp.1531–1542.
- Stoll, M., Loveys, B., Dry, P. (2000). Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *J. Exp. Bot.* 51, 1627–1634.
- Stoll, M., Loveys, B., Dry, P. (2000). Improving water use efficiency of irrigated horticultural crops. *J. Exp. Bot.* 51, 1627–1634.
- Tapia, C. F., Astorga P. M., Ibacache G. A., Martínez, B. L., Sierra, B. C., Quiroz, E. C., Larraín, S. P., Riveros, B. F. 2003. Manual del cultivo del olivo. Boletín INIA N°101.

- Tardieu F, Davies, W. J. (1992). Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol* 98:540–545.
- Tardieu, F., Davies, W. J. (1993). Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant Cell Environ* 16:341–349.
- Tous Marti, J., Ferguson, L. (1996). Mediterranean fruits. En: Janick, J. (Eds.), *Progress in New Crops*. ASHS Press, pp. 416–430.
- Vaux, H. Jr. Water for agriculture and the environment: the ultimate trade-off. (2011). *Water Policy* 14 (2012) 136–146.
- Wahbi, S., Wakrim, R., Aganchich, B., Tahi, H., Serraj, R. (2005). Effects of partial rootzone drying (PRD) on adult olive tree (*Olea europaea*) in field conditions under arid climate I. Physiological and agronomic responses. *Agric., Ecosyst. Environ.* 106 (2005) 289-301.
- Xiloyannis, C., Dichio, B., Nuzzo, V., Celano, G. (1999). Defence strategies of olive against water stress. *Acta Hort.* 474, 423-426.
- Yang, Q., Zhang, F., Li, F., Liu, X. (2013). Hydraulic conductivity and water-use efficiency of young pear tree under alternate drip irrigation. *Agric. Water Manag.* 119 (2013) 80– 88.
- Zegbe, J. A., Behboudian, M. H., Clothier, B. E. (2004). Partial root zone drying is a feasible option for irrigating processing tomatoes. *Agric. Water Manag.* 68, 195–206.
- Zhang, J., Davies, W. J. (1990). Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant, Cell Environ.* 13, 277–285.